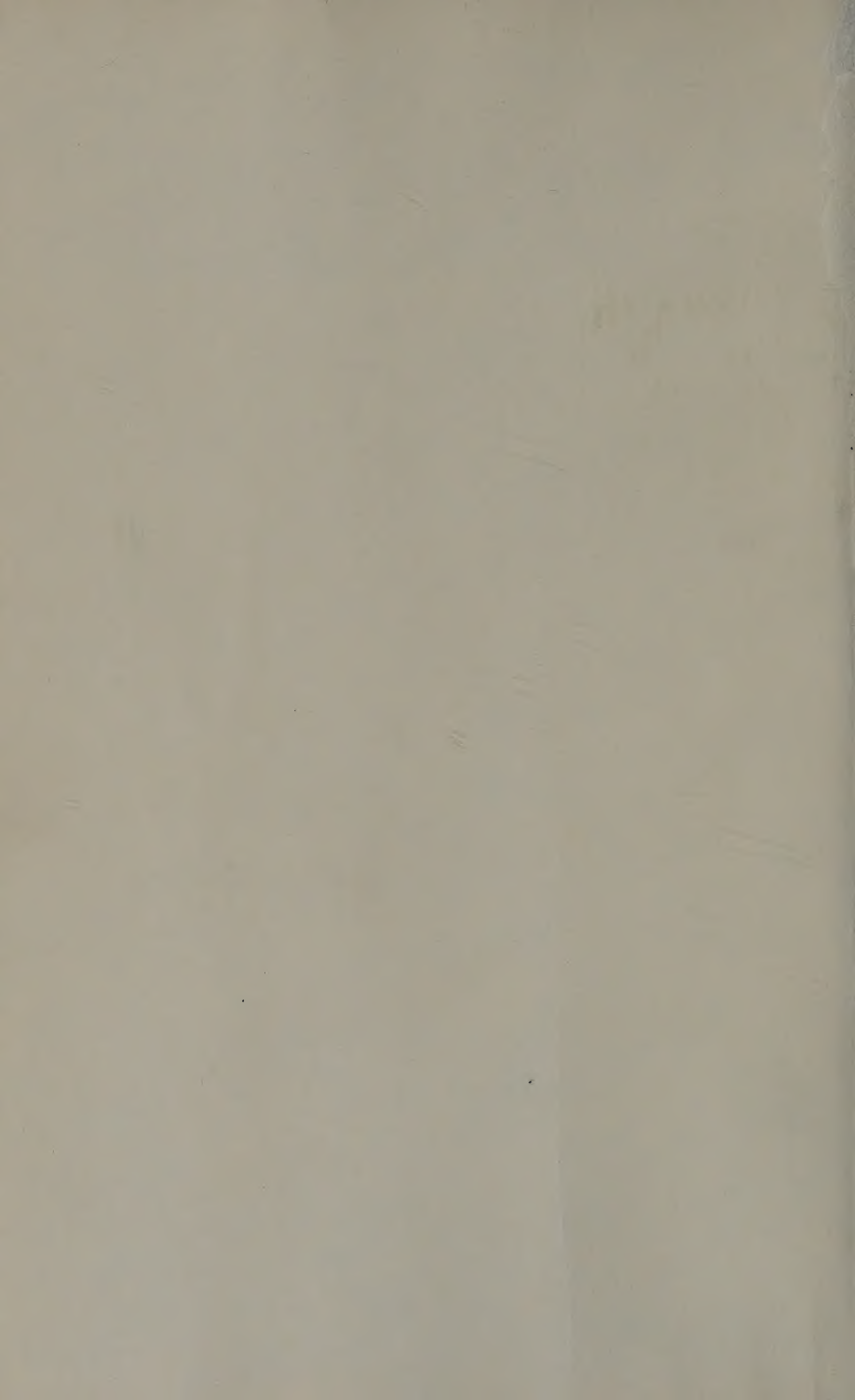
# ERTRÄGE DER FORSCHUNG

Alfred Buschinger

# Staatenbildung der Insekten



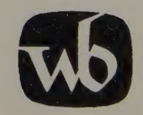

WISSENSCHAFTLICHE
BUCHGESELLSCHAFT
DARMSTADT



ALFRED BUSCHINGER
STAATENBILDUNG DER INSEKTEN

ERTRÄGE DER FORSCHUNG

Band 223



ALFRED BUSCHINGER

# STAATENBILDUNG DER INSEKTEN

1985

WISSENSCHAFTLICHE BUCHGESELLSCHAFT

DARMSTADT

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

**Buschinger, Alfred:**
Staatenbildung der Insekten / Alfred Buschinger.
– Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft,
1985.
(Erträge der Forschung; Bd. 223)
ISBN 3-534-09064-0
NE: GT

1 2 3 4 5

Bestellnummer 9064-0


Satz: Maschinensetzerei Janß, Pfungstadt
Druck und Einband: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt
Printed in Germany
Schrift: Linotype Garamond, 10/12

ISSN 0174-0695
ISBN 3-534-09064-0

INHALT

# VORWORT

„Die Menschenaffen stehen zweifellos in ihrem Körperbau dem Menschen näher als jedes andere Tier; aber wenn wir die Lebensgewohnheiten der Ameisen betrachten, ihre soziale Organisation, ihre großen Staaten, die komplizierten Nester, ihre Straßen, die Haltung von Haustieren, ja gelegentlich von Sklaven, dann muß man zugestehen, daß sie wahrhaft Anspruch darauf erheben können, in der Rangliste der Intelligenz in nächster Nähe des Menschen zu stehen" – so führt Sir John Lubbock 1882 (101) sein klassisches Werk über ›Ameisen, Bienen und Wespen‹ ein.

Intelligenz im menschlichen Sinne wird man heute den sozialen Insekten nicht mehr unterstellen können. Die Forschung hat gezeigt, daß das gesamte Repertoire scheinbar einsichtiger, zweckgerichteter, planmäßiger Verhaltensweisen der Honigbienen, Wespen, Ameisen und Termiten auf relativ starren, angeborenen Handlungen beruht, die jeweils im Bedarfsfall auf Abruf bereitstehen. Dennoch wird jeder, der sich mit der faszinierenden Organisation der Insektenstaaten näher befaßt, auch und gerade der Wissenschaftler, der für so vieles Erstaunliche eine „einfache" Erklärung hat, immer wieder und zu Recht Bewunderung empfinden, wird Überraschungen erleben und nicht zuletzt auf bisher Unerklärbares stoßen.

Forschung über staatenbildende Insekten ist nicht nur Selbstzweck und dient nicht ausschließlich der Befriedigung der persönlichen Neugier des Wissenschaftlers: Honigbienen und Hummeln sind unersetzbar als Bestäuber von Wild-,

Nutz- und Kulturpflanzen. Waldameisen werden als natürliches Regulativ für Forstschädlinge gehegt und vermehrt. Blattschneiderameisen sowie Termiten verursachen unermeßliche Schäden an tropischen Pflanzen bzw. an Holz und sonstigen organischen Werkstoffen. Die Pharaoameise ist ein weltweit verbreiteter Lästling und Hygieneschädling in nahrungsmittelverarbeitenden Betrieben, Wohnhäusern, Kliniken. Selbst in Computeranlagen von Großbanken und Flugsicherungseinrichtungen hat sie bereits zu Störungen geführt (147). Um Nutz- und Schadwirkungen effektiv zu steuern, ist die Kenntnis der sozialen Organisation dieser Insekten unerläßlich.

Doch auch für das Verständnis der Evolution sozialer Lebensformen anderer Tiere und selbst des Menschen sind von der Sozialinsektenforschung bedeutende Impulse ausgegangen: Die Theorie der Verwandtschaftsselektion (vgl. Kap. 9) wurde unter anderem an sozialen Hautflüglern entwickelt (35, 51, 52, 150, 168, 169). Wilson hat in seiner großartigen ›Sociobiology‹ (169) 1975 gezeigt, wie die Prinzipien der biologischen Evolution sozialen Verhaltens bis in die Strukturen menschlicher Gesellschaftsformen hinein zu verfolgen sind.

So ist das breite Interesse, das die staatenbildenden Insekten erwecken, aus verschiedensten Gründen verständlich. Entsprechend umfangreich ist die Fachliteratur. 1971 schätzt Wilson (168) die Anzahl der Publikationen allein über Termiten auf 7000, die über Ameisen auf 12000. Mehrere hundert kommen jährlich hinzu. Reviews jüngeren Datums beschränken sich meist auf einzelne taxonomische Gruppen wie Termiten (93), Wespen (38, 83), Bienen (118), Ameisen (36, 146). Umfassende Darstellungen der gesamten staatenbildenden Insekten sind in der Regel umfangreich, so Wheelers ›The Social Insects‹ (164, 1928, 328 pp.), Maidls ›Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten‹

(106, 1934, 823 pp.) und Wilsons ›The Insect Societies‹ (168, 1971, 548 pp.), auf die ich nur empfehlend hinweisen kann. Kürzere Darstellungen bleiben zumeist im populärwissenschaftlichen Niveau und berücksichtigen kaum die modernen Entwicklungen.

In diesem Bändchen soll der Versuch unternommen werden, eine geschlossene Darstellung der wesentlichen Aspekte des Soziallebens bei Insekten zu erreichen, wobei auf den aktuellen Forschungsstand besonderes Augenmerk gerichtet wird. Aufgrund des begrenzten Rahmens wird eine Beschränkung auf jeweils wenige Beispiele erforderlich sein. Fakten, die bereits länger bekannt und wissenschaftliches Allgemeingut geworden sind, werden nur kurz angesprochen, soweit sie als Grundlage für das Verständnis der neueren Arbeiten von Bedeutung sind. Auf entsprechende ausführliche Darstellungen wird jeweils verwiesen. Bereits hier möchte ich bei all den Fachkollegen um Verständnis bitten, deren Arbeiten aus räumlichen Gründen nicht die ihrer Bedeutung angemessene Behandlung finden können.

## *Danksagung*

Frau E. v. Knebel Doeberitz danke ich herzlich für das Schreiben des Manuskripts und die Anfertigung der Abbildungsvorlagen. Den folgenden Autoren und Verlagen sei für die großzügige Genehmigung zum Nachdruck von Abbildungen gedankt:

- Academic Press, Inc., New York; K. Krishna and F. M. Weesner: Biology of Termites, 2 vol., 1970. – Abb. 33, 34, 35.
- The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.; E. O. Wilson: The Insect Societies, 1971. –

Abb. 10, 11, 13, 14, 16, 17, 18, 20, 25, 36, 37, 45, 56, 57, 58, 59.
- Bundesanstalt für Pflanzenschutz, Wien; W. Faber: Pflanzenschutz-Berichte 36, 1967, 73–108. – Abb. 46.
- Columbia University Press, New York; W. M. Wheeler: Ants: Their Structure, Development and Behavior, 1910. – Abb. 30, 32, 54.
- G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York; M. Renner: Kükenthal's Leitfaden für das Zoologische Praktikum. 19. Aufl. 1984. – Abb. 1, 2
  und: H. Weber, H. Weidner: Grundriß der Insektenkunde, 5. Aufl. 1974. – Abb. 5.
- Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen; B. Hölldobler: Encyclopaedia Cinematographica, Filmbeschreibung E 2013, 1973. – Abb. 42.
- Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin; P. P. Larson und M. W. Larson: Insektenstaaten, 1971. – Abb. 15, 19.
- Springer-Verlag, Heidelberg; W. Emmert: Z. Morph. Tiere 63, 1968, 1–62. – Abb. 6
  und: H. Markl: Z. vergl. Physiol. 60, 1968, 103–150. – Abb. 41.
- Verlag Ullstein GmbH, Frankfurt, Berlin, Wien; K. v. Frisch: Tiere als Baumeister, 1974. – Abb. 22, 24.
- The University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan; H. E. Evans and M. J. West Eberhard: The Wasps, 1973. – Abb. 12.
- Wissenschaftliche Verlagsges. m. b. H., Stuttgart; G. H. Schmidt: Sozialpolymorphismus bei Insekten, 1974. – Abb. 39.

Darmstadt, im Dezember 1984 Alfred Buschinger

# 1. EINFÜHRUNG

Vergesellschaftungen zahlreicher Individuen einer Art kommen im Tierreich nicht selten vor. Schwärme von Vögeln oder Fischen, Herden von Großsäugern in der Steppe, Wanderheuschrecken, Blattläuse sind hier ebenso zu nennen wie die Kolonie- oder Stockbildung von Korallenpolypen oder Moostierchen (Bryozoa). Der Begriff der Staatenbildung allerdings ist beschränkt auf wenige Gruppen von Insekten, im wesentlichen die Termiten, die Ameisen und einen Teil der Bienen und Wespen. Und auch bei diesen liegen Formen sozialer Organisation vor, die mit Staaten im human-soziologischen Sinne keinerlei Ähnlichkeit aufweisen. Insektenstaaten beruhen nicht auf dem mehr oder weniger freiwilligen Zusammenschluß mehr oder weniger gleichwertiger Individuen. Sie bestehen in der Regel aus genetisch sehr nahen Verwandten, oft Nachkommen nur eines einzigen Elternpaares. Die Einzelindividuen sind physiologisch und oft morphologisch in Gruppen, Kasten, mit völlig verschiedenen Aufgaben differenziert. Die oft allein fortpflanzungsfähigen Geschlechtstiere, Königinnen, bei Termiten auch Könige, sind auf die Leistungen von meist sterilen Arbeitern bzw. Arbeiterinnen absolut angewiesen, die ihrerseits nur unter besonderen Umständen direkte Nachkommen haben. Nicht selten sind eigene Unterkasten zur Verteidigung, zum Schutz des Volkes entwickelt, Soldaten, die groteske Formen annehmen (vgl. Kap. 6) und ihre Aufgabe bis zur Selbstaufopferung erfüllen können (115).

Im folgenden soll zunächst ein Abriß der allgemeinen

Entomologie die für das Verständnis der sozialen Gruppen erforderlichen Fakten aus Bau und Lebensweise der Insekten wiedergeben. Anschließend werden die Stufen sozialer Organisation bei Insekten bis hin zur eigentlichen Staatenbildung dargestellt. Den großen Gruppen der eusozialen Hymenopteren und Termiten sind jeweils eigene Kapitel gewidmet. Die genetischen Grundlagen der Evolution sozialen Verhaltens werden in Kap. 9 dargestellt. Weitere Abschnitte gelten den physiologischen Grundlagen der Kastendifferenzierung (Kap. 6) und der Kommunikation in Insektenstaaten (Kap. 8), die zu den aktuellsten Forschungsgebieten zählen. Schließlich sollen Wechselbeziehungen zwischen sozialen Insekten untereinander sowie zu anderen Tiergruppen (Kap. 10) und die ökologischen Funktionen der staatenbildenden Insekten (Kap. 11) behandelt werden.

## 2. ENTOMOLOGISCHE GRUNDLAGEN

An dieser Stelle soll nur eine sehr knappe Übersicht die wichtigsten Grundtatsachen darlegen. Für weitergehende Einzelheiten sei auf die Fachliteratur verwiesen, so Weber/ Weidner (158) oder Kaestner (82).

Insecta oder Hexapoda, Sechsfüßler, bilden eine Klasse innerhalb des Stammes der Arthropoda, der Gliederfüßler, die ihrerseits in der Stammgruppe der Articulata, der Gliedertiere, neben Ringelwürmern (Annelida) und weiteren kleinen Stämmen zu finden sind. Als Gliedertiere sind Insekten segmentiert, das heißt, ihr Körper baut sich aus hintereinanderliegenden Abschnitten auf. Die ursprünglich homonome Segmentierung der Artikulaten ist bei den Insekten, wie bei den meisten Angehörigen der Stammgruppe, stark abgewandelt zu einer Gliederung in Funktionseinheiten, Tagmata, deren Aufbau aus jeweils mehreren Segmenten jedoch noch recht klar erkennbar ist. So umfaßt der Insektenkopf 6, der Brustabschnitt (Thorax) 3 und der Hinterleib (Abdomen) ursprünglich 11 Segmente, deren Anzahl sekundär reduziert sein kann.

Am Kopf sind als Abkömmlinge ursprünglich segmental angeordneter Extremitäten die Antennen (Fühler) mit Tast- und Geruchssensillen, sowie 3 Paar Mundwerkzeuge, die paarigen Mandibeln (Oberkiefer), Maxillen (Unterkiefer) und das aus paarigen zweiten Maxillen verwachsene Labium (Unterlippe) zu finden (Abb. 1). Die Mundwerkzeuge sind bei Termiten, Ameisen und Wespen meist ursprünglich gestaltet und haben beißende und kauende Funktionen. Bei den

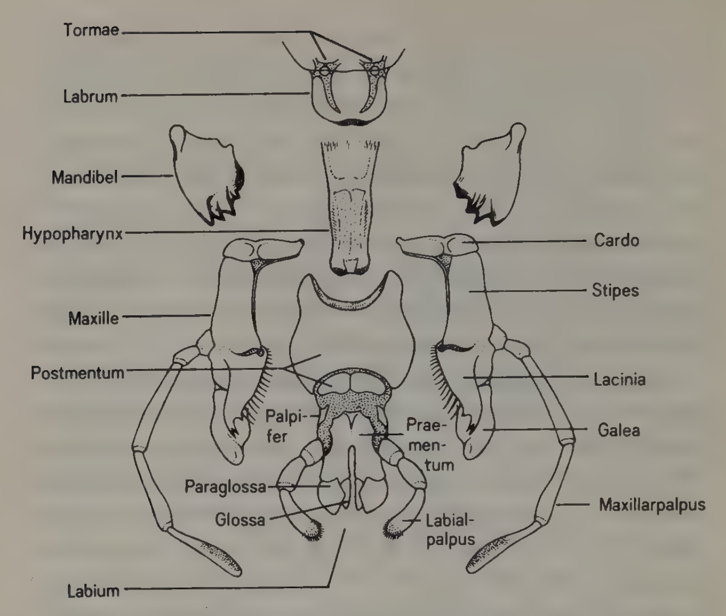



Abb. 1: Die Mundwerkzeuge eines ursprünglichen Insekts, einer Schabe. Bei Ameisen, Wespen und Termiten sehen sie ähnlich aus. Labrum (Oberlippe) und Hypopharynx (mit Zungenfunktion) sind unpaar und nicht extremitätenhomolog. Aus: Renner 1984.

Bienen verbleiben die Mandibeln relativ unverändert, Maxillen und Labium werden für die Nahrungsaufnahme aus Blüten etc. zu einem leckend-saugenden Rüssel umgestaltet (Abb. 2). Andere, weiter spezialisierte Mundwerkzeuge kommen bei staatenbildenden Insekten nicht vor.

Am Kopf lokalisiert sind weiterhin die paarigen Komplexaugen sowie die meist 3 Ocellen oder Stirnaugen (Abb. 3). Die Komplexaugen (Facettenaugen) sind zu einem relativ groben Bildsehen geeignet und haben insbesondere die Fähigkeit zu hoher zeitlicher Auflösung. Die Funktion der Stirnaugen ist nicht ganz geklärt, doch scheinen sie bei Ho-

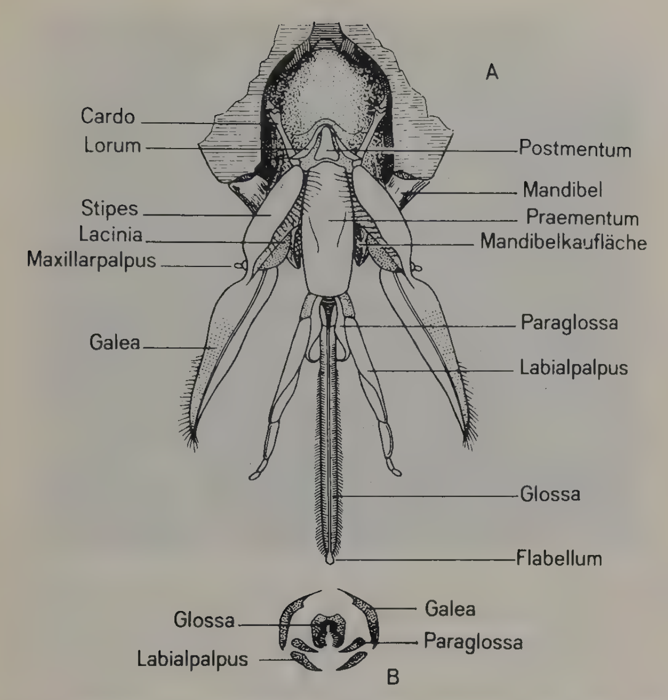



Abb. 2: Spezialisierte Mundwerkzeuge: Der leckend-saugende Rüssel einer Biene, A: Aufsicht von vorn, B: Querschnitt. Aus: Renner, 1984.

nigbienen besonders Helligkeitsänderungen wahrzunehmen. Komplex- und Stirnaugen können bei bodenbewohnenden sozialen Insekten ganz oder teilweise reduziert sein, bei fliegenden Formen bzw. auch Kasten sind sie besonders groß und gut entwickelt.

Der Thorax trägt bei allen Insekten 3 Laufbeinpaare sowie bei den höheren Insekten normalerweise 2 Paar Flügel am 2. und 3. Segment. Im Thorax findet sich die zum Teil mächtige Flugmuskulatur.

Der Hinterleib ist äußerlich gegliedert in gegeneinander

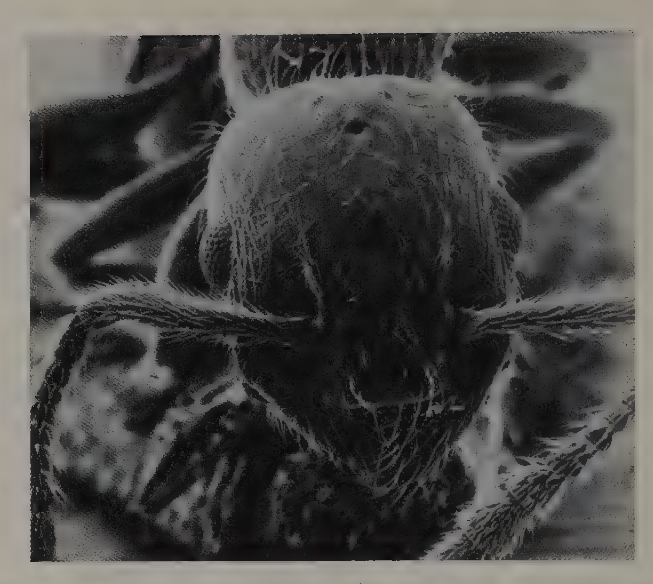


Abb. 3: Kopf einer Ameise von vorn. Über den Antennen sind die maulbeerartigen Komplexaugen, oben auf dem Scheitel die 3 kuppelförmigen Ocellen zu sehen. Rasterelektronenmikroskop-Aufnahme.

verschiebbare Segmente. Am Hinterende können als Träger wichtiger Tastsinnesorgane die Cerci, bei Männchen zusätzlich Styli, ansitzen. Umgewandelte Extremitäten wie diese sind auch die bei Weibchen oft vorhandenen Legeapparate, die aus ursprünglich 3 paarigen Teilen bestehen und gerade bei staatenbildenden Hymenopteren für manche anderen Leistungen abgewandelt sein können, wie etwa die Wehrstachel von Wespen, Bienen und einem Teil der Ameisen.

Im inneren Bau ist allgemein bei Insekten die Segmentierung aufgehoben, primäre Leibeshöhle und Coelom sind zu einem Mixocoel verschmolzen. Von besonderer Bedeutung für die soziale Lebensweise ist der Verdauungstrakt (Abb. 4). Ein vorderer und hinterer Abschnitt sind ektodermaler Herkunft

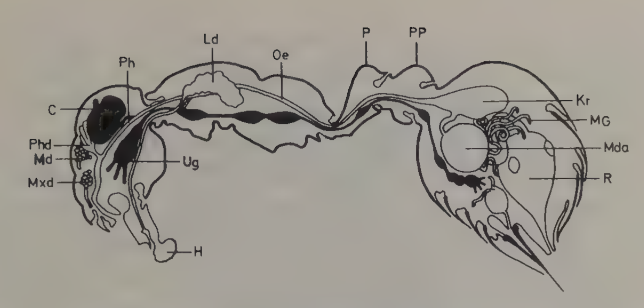



Abb. 4: Längsschnitt durch eine Knotenameise (Myrmicinae). C Gehirn, H. Hypopharynx, Kr Kropf, Ld Labialdrüse, Md Mandibulardrüse, Mda Mitteldarm, Mxd Maxillardrüse, MG Malpighi-Gefäße, Oe Oesophagus, P Petiolus, PP Postpetiolus, Ph Pharynx, Phd Pharyngealdrüse, R Rectum, Ug Unterschlundganglion. Aus: (21).

und dementsprechend mit einer Chitincuticula ausgekleidet, die auch die harte Oberfläche der Körperdecke bildet. Nur der oft kleine Mitteldarm entstammt dem Entoderm, meist hat er allein verdauende Funktion. Der Vorderdarm, der als Oesophagus vom Mund oft bis in den Hinterleib reicht, kann dort zu einem umfangreichen Kropf anschwellen, in dem Nahrung eingetragen und gespeichert wird. Für soziale Insekten besonders wichtig ist die Tatsache, daß der Kropfinhalt wieder ausgewürgt, an andere Nestgenossen verteilt oder, etwa bei Bienen, in Zellen deponiert werden kann. Der Kropf wird damit zum „sozialen Magen". Bei Termiten erweitert sich der ektodermale Enddarm zu einer Gärkammer, in der pflanzliche Nahrung von symbiontischen Einzellern (Flagellaten) und Bakterien aufgearbeitet wird. Zur eigentlichen Verdauung und Resorption wird der Gärkammerinhalt gelegentlich zurück in den Mitteldarm gepumpt, oder er wird über den After an Nestgenossen weiterverfüttert.

Zwischen Vorder- und Mitteldarm findet sich bei vielen Insekten ein ebenfalls noch ektodermaler Kaumagen mit Chi-

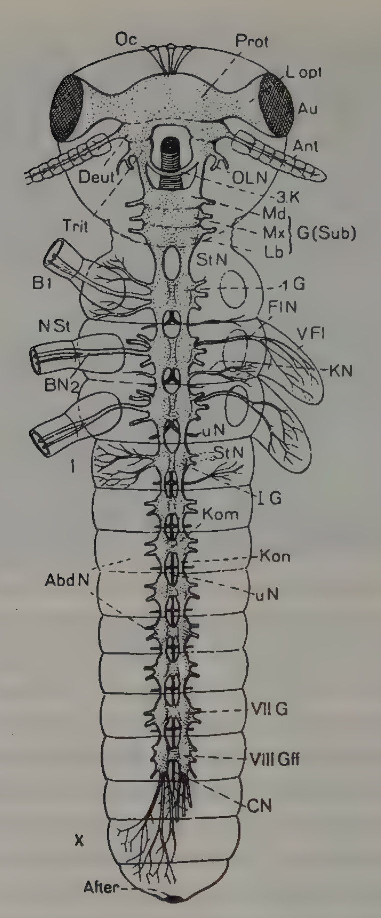



Abb. 5: Nervensystem eines Insekts, Ventralansicht. AbdN abdominale Nerven, Ant Antenne, Au Komplexauge, B Vorderbein, CN caudaler sympathischer Nerv, Deut Deutocerebrum (2. Gehirnabschnitt), Fln Flügelnerv, G Ganglienpaar, 3. K Tritocerebralkommissur, KN Konnektivnerv, LbG Labialganglion, Lopt Lobus opticus (Augennerv), Md, MxG Mandibel- und Maxillenganglien, Oc Ocellen, OLN Labialnerv, Prot Protocerebrum (1. Gehirnabschnitt), StN Stammnerv, Sub Suboesophagealganglion (aus Md, Mx, LbG verwachsen), Trit Tritocerebrum (3. Gehirnabschnitt), uN unpaarer Nerv, VFl Vorderflügel, 1, 2, 3 thorakale, I-X abdominale Segmente. Aus: (158).

tinzähnen. Bei Hymenopteren ist er zu einem „Ventiltrichter“ mit zum Teil sehr speziellen Aufgaben geworden: So fischt dieser Proventriculus bei der Biene einzelne Pollenkörner aus der Nektarfüllung des Kropfes heraus und führt sie der Verdauung im Mitteldarm zu, während der übrige Kropfinhalt etwa zur Honigbereitung in die Waben entleert wird (90). Am Übergang vom Mittel- zum Enddarm münden die Malpighischen Gefäße, die Nierenorgane der Insekten, ein.

Das Nervensystem besteht aus den im Kopf gelegenen Ober- und Unterschlundganglien, an die sich ein Strickleiternervensystem ventral in Thorax und Abdomen anschließt (Abb. 5). Bei sozialen Insekten sind bestimmte Bereiche des Oberschlundganglions zum Teil als „pilzförmige Körperchen“ (corpora pedunculata) stark vergrößert und spezialisiert. Sie werden als Sitz der höheren, komplexen Verhaltensmuster angesehen.

Der Blutkreislauf wird durch ein dorsal gelegenes, schlauchförmiges Herz mit paarigen, seitlichen Ostien aufrechterhalten. Außer einer nach vorn gerichteten Aorta fehlen Blutgefäße, die Hämolymphflüssigkeit zirkuliert, durch Septen gesteuert, frei im Mixocoel. Blutfarbstoffe und damit die Möglichkeit des Sauerstofftransports im Blut fehlen meist.

Die Atemgasversorgung der Gewebe übernimmt das fein verzweigte Röhrensystem der Tracheen, die in seitlichen, segmental angelegten Stigmen in der Körperwand ihren Ausgang nehmen.

Gonaden sind stets im Abdomen angelegt. Bei weiblichen Insekten bestehen sie aus einer Gruppe von Ovariolen, Eiröhren, die in zwei Reihen oder Bündeln den paarigen lateralen Eileitern ansitzen. Diese vereinigen sich zum unpaaren Eileiter, an dem sich verschiedene Hilfsorgane und Drüsen befinden. Die Ausführgänge der Geschlechtsorgane sind im einzelnen recht verschieden gestaltet.

Bei den Ovariolen lassen sich drei Typen unterscheiden. So haben Termiten z. B. panoistische Ovariolen, bei denen jede im apikalen Germarium entstehende Oocyte während der Wanderung zum Eileiter zu einem Ei heranreift. Bei Bienen, Wespen und Ameisen liegen meroistisch-polytrophe Ovariolen vor. Das heißt, daß jede Oocyte von einer Gruppe von Nährzellen begleitet wird, die Dottermaterial bzw. für die Dottersynthese erforderliche Ribonucleinsäure (5) an die Eizelle übergeben. Nach Eiablage verbleibt der degenerierte Rest der Nährzellen in der Basis der Ovariole als gelb gefärbtes corpus luteum zurück. Die Ovarien sind präparativ leicht zugänglich, so daß anhand der Gelbkörper nachzuweisen ist, ob etwa eine Ameisenkönigin tatsächlich fertil ist und bereits Eier abgelegt hat (8).

Ein besonders wichtiges Anhangsorgan des weiblichen Genitaltrakts ist das Receptaculum seminis, das, mit einer Receptaculumdrüse und Spermapumpe versehen, den bei der Kopula übernommenen Samen aufbewahrt und ihn dosiert bei jeder Eiablage dem Ei zuführen kann. Die Leistungen dieses Systems sind erstaunlich: Die Bienenkönigin „entscheidet“ bei jeder Eiablage, nach Abtasten der Zellengröße auf der Wabe, ob sie ein Ei besamen und in eine Arbeiterinzelle legen soll oder ob ein Ei unbesamt in die größere Drohnenzelle deponiert wird. Aus unbefruchteten Eiern entstehen bei Hautflüglern die Männchen.

Ameisenköniginnen erreichen zum Teil Lebensalter von fast 30 Jahren. Sie bewahren das Sperma von einem einmaligen Hochzeitsflug über diese enorm lange Zeit lebens- und befruchtungsfähig in ihrem Receptaculum auf (97). Die männlichen Gonaden bestehen aus büschel- oder trauben-förmig angeordneten Hodenfollikeln, die sich über ein Paar zu Samenblasen erweiterter Vasa deferentia in den Ductus ejaculatorius entleeren. Meist sind mächtige An-

hangsdrüsen vorhanden, die ihr Sekret dem Sperma beimengen.

Drüsen liegen bei Insekten in großer Zahl, und besonders bei sozialen Insekten in reicher Vielfalt vor. Zahlreiche Drüsen produzieren Sekrete, die in der Kommunikation von Bedeutung sind (Kap. 8). Aber nicht weniger bedeutend sind Sekrete mit Verteidigungsfunktion (22, 58). Allein im Kopf der Hymenopteren finden sich 5 Paar Drüsen, deren Ausführgänge in den Mund- und Pharynxraum oder direkt nach außen münden (Abb. 6). Es sind dies die Mandibeldrüsen, die oft Alarmsekrete liefern, die Maxillardrüsen, Propharynxdrüsen, Postpharynxdrüsen und Labial- oder Speicheldrüsen, die sich meist bis in den Thorax erstrecken. Nicht für alle Drüsen ist die Funktion bereits geklärt, doch hat sich im Falle der Postpharynxdrüsen bei Ameisen z. B. herausgestellt, daß sie Fettsäuren und andere Lipide aus der Nahrung aufnehmen und an die Hämolymphe abgeben, also Verdauungsfunktion haben können (126, 155).

Metathorakaldrüsen an den Seiten des 3. Thoraxsegmentes, eine Sonderentwicklung der Ameisen, können Fungizide und Bakterizide sezernieren, die quasi der Selbstkonservierung der Tiere dienen. Bei Blattschneiderameisen werden darin auch pflanzliche Wuchsstoffe, u. a. ß-Indolylessigsäure, erzeugt, die hier der Kontrolle des Pilzwachstums in den zu Nahrungszwecken kultivierten Pilzgärten dienen (114). Im Hinterleib, zum Teil als Anhangsdrüsen des Genitalapparates, sind bei Ameisen Gift- und Dufourdrüse, bei bestimmten Arten Janetsche und Pavansche Drüse zu finden (22, 117). Die Giftdrüse kann bei manchen Arten sogar Sexuallockstoffe erzeugen (15). Mehrere abdominale Hautdrüsen wurden bei Ameisen erst in jüngster Zeit entdeckt, ihre Funktionen sind zumeist noch unklar (81) (Abb. 7). Ähnlich reichhaltig ist die Ausstattung mit Drüsen bei Bienen und Termiten.

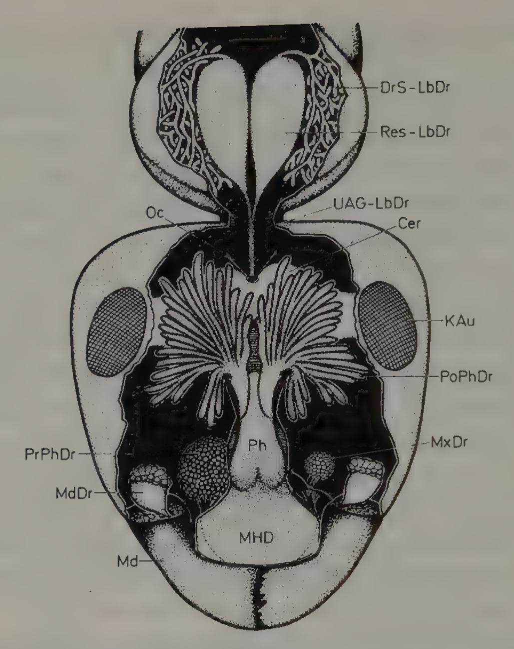



Abb. 6: Kopf und Prothorax einer Ameise mit eingezeichneten Kopfdrüsen. Cer Gehirn, DrS-LbDr Drüsenschläuche der Labialdrüse, liegen im Thorax, KAu Komplexaugen, Md Mandibel, MdDr Mandibulardrüse, MHD Mundhöhlendach, MxDr Maxillardrüse, Oc Ocellus, Ph Pharynx, PoPhDr Postpharynxdrüse, PrPhDr Propharynxdrüse, Res-LbDr Reservoir der Labialdrüse (Speicheldrüse), UAG-LbDr unpaarer Ausführgang der Labialdrüse. Aus: Emmert, 1968, Z. Morph. Tiere 63.

Sie werden zum Teil im Zusammenhang mit ihren Funktionen in den folgenden Kapiteln erwähnt.

Zu nennen sind noch die bei Insekten wohl generell für Häutungs- und Sexualfunktionen verantwortlichen inkretorischen Drüsen, neurosekretorische Zellen im Oberschlundganglion, Prothoraxdrüse, Corpora cardiaca (an der Ausschüttung des Häutungshormons Ecdyson beteiligt) und Corpora allata, die das Juvenilhormon liefern (Kap. 6).

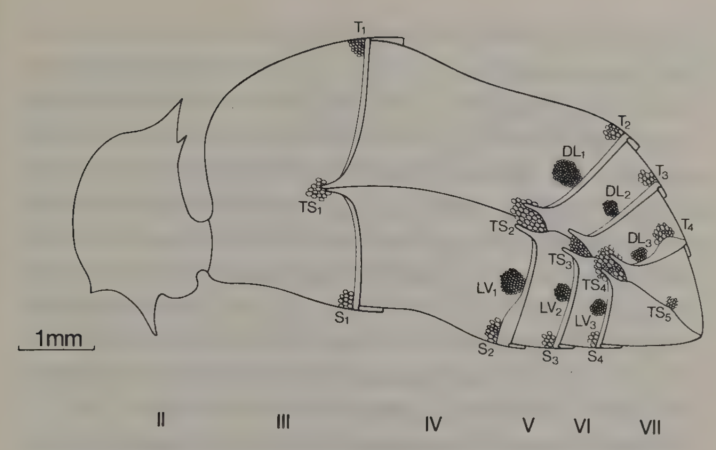



Abb.7: Schematische Darstellung der abdominalen Hautdrüsen der Ameise Pachycondyla tridentata. T1-T4 Tergaldrüsen, DL1-3 Dorsolaterale Drüsen, TS1-5 Tergosternale Drüsen, LV1-3 Lateroventrale Drüsen, S1-4 Sternaldrüsen. Nicht dargestellt sind die zusätzlich vorhandene Dufourdrüse (reduziert), Giftdrüse, Stachelscheidenbasisdrüse, paarige Epitheldrüsen in der Stachelscheide, Triangularplattendrüsen, Spiracularplattendrüsen, Quadratplattendrüsen. Aus: Jessen und Maschwitz, Ins. soc. 30, 1983.

Für das Verständnis der Organisation von Insektenstaaten ist die Entwicklung, vor allem die Larvalentwicklung, der Insekten von besonderer Bedeutung. Das Heranwachsen der Insektenlarve nach dem Schlupf aus dem Ei erfolgt in Wachstumsschüben, zwischen denen jeweils die zu eng werdende Cuticula abgestreift, gehäutet werden muß. Nach Erreichen des Adult- oder Imaginalstadiums finden, anders als etwa bei Krebsen, keine Häutungen mehr statt. Die Larvalentwicklung kann bei Insekten eine hemimetabole sein, d. h., die Larven werden von Stadium zu Stadium den Adulten ähnlicher. Dies trifft unter den sozialen Insekten für die Termiten zu. Da hier auch die Larven bereits selbständig fressen und sich bewegen können, sind sie weniger auf die Pflege durch

Adulte angewiesen, ja können sogar bereits Leistungen für die Sozietät erbringen.

Alle übrigen sozialen Insekten, die zur Ordnung der Hymenopteren (Hautflügler) zählenden Bienen, Wespen, Ameisen, sind holometabol. Das heißt, daß die Larve der Imago recht unähnlich aussieht und daß zwischen das letzte Larven- und das Adultstadium ein „ruhendes“ Puppenstadium eingeschaltet ist. Bei allen sozialen Hymenopteren sind die Larven wenig bewegliche, fußlose Maden, die auf die Futterversorgung und Pflege durch die Adulten angewiesen sind. Dies bedingt wesentliche Unterschiede in der sozialen Organisation der Hautflüglerstaaten gegenüber den Termiten.

Weiterhin von Bedeutung sind einige Fakten aus der Ökologie, aus den Umweltbeziehungen der Insekten. So sind Insekten generell heterotherm (= poikilotherm), wechselwarm. Ihre Körperwärme ist von der Umgebungstemperatur weitgehend abhängig. Höhere soziale Insekten, wie Honigbienen und Waldameisen, sind allerdings in der Lage, diesen Ökofaktor teilweise zu kontrollieren und sich zumindest im Nest eine geregelte, erhöhte Temperatur zu schaffen. Ähnliches gilt für den Faktor Wasser, der als Trinkwasser, mehr aber noch in Form der Luftfeuchtigkeit für Insekten von entscheidender Bedeutung ist. Trotz der relativ wasserundurchlässigen Cuticula sind Insekten meist auf höhere Luftfeuchtigkeit angewiesen, zumal die oft empfindlichen Eier und weichhäutigen Larvenstadien. Durch Eintragen von Wasser und seine Verteilung im Nest können Wespen, Bienen und Termiten auch diesen Faktor beeinflussen. Ein dritter wichtiger Ökofaktor ist die Nahrung, wobei als Nahrungsquellen für Insekten sehr viele organische Substanzen, pflanzlichen wie tierischen Ursprungs, gelten können. Häufig sind bestimmte Insektenarten auf eine oder einige wenige Nahrungsquellen spezialisiert, sind mono- oder oligophag.

Soziale Insekten sind auch hier nicht unbedingt auf zufällig vorgefundene Nahrung angewiesen. Sie können durch Vorratswirtschaft (Honigbiene), durch Blattlauszucht (viele Ameisenarten) oder durch Pilzzucht (Blattschneiderameisen, höhere Termiten) sich eine kontinuierliche Nahrungszufuhr sichern. Die soziale Kommunikation (Kap. 8), Verständigung z. B. über ergiebige Nahrungsquellen, sichert den sozialen Insekten darüber hinaus große Vorteile gegenüber solitären Formen.

Abschließend seien einige weitere grundlegende Aspekte aus dem Verhalten der Insekten erwähnt.

Auch bei den staatenbildenden Insekten besteht das Verhalten praktisch ausschließlich aus angeborenen Elementen, aus Instinkthandlungen, die ablaufen, wenn die entsprechenden „Angeborenen Auslösenden Mechanismen" (AAM) angesprochen werden, wenn Schlüsselreize und die innere Bereitschaft zu einer Handlung vorliegen und wenn die geeigneten Außenbedingungen (Licht, Temperatur, Feuchtigkeit) vorliegen. An bestimmten Stellen kommen Lernakte hinzu, etwa das Erlernen der Lage eines Nistplatzes oder der Lage und Kennzeichen einer Futterquelle.

Neuerdings wurden schließlich der Prägung bei Wirbeltieren analoge Vorgänge nachgewiesen, besonders bei sozialen Insekten. So lernt eine frischgeschlüpfte Ameise die Sorte Puppen kennen, um die sie sich später zu kümmern hat (77). Auch zu welchem Volk und Nest sie gehört, lernt sie erst nach dem Schlüpfen. Nur deshalb können sklavenhaltende Ameisen Puppen einer fremden Art in ihr Nest tragen. Die schlüpfenden „Sklaven" werden auf dieses Nest und Volk geprägt und verrichten ihre Arbeit so wie normalerweise im eigenen Mutternest (Kap. 10).

## 3. SOZIALVERHALTEN – STAATENBILDUNG: DEFINITIONEN UND ERSCHEINUNGSFORMEN

„Staatenbildung bei Insekten" ist ein relativ gut umschriebens, wohldefiniertes Phänomen, solange der Begriff ausschließlich auf die „eusozialen", höchstentwickelten Gruppen der Termiten, Ameisen, Bienen und Wespen bezogen wird. Zum Verständnis der Evolution ihrer Lebensformen ist allerdings ein Blick auf die phylogenetischen Vorstufen, ja auf die Anfänge sozialen Lebens bei Insekten erforderlich.

Hier zeigen sich Schwierigkeiten in der Definition dessen, was als „soziales Insekt", was als soziales Verhalten bezeichnet werden soll.

Manche Lehrbücher definieren Sozialverhalten als „auf Artgenossen bezogenes und von ihnen ausgelöstes Verhalten" (50). Da man jedoch auch ein Insektenei als Artgenossen betrachten kann, und da auch ein parthenogenetisches, ganz einzeln lebendes Insekt bei der Eiablage bestimmte Verhaltensweisen zeigen wird, da fast alle Tiere zumindest bei der Paarung „auf Artgenossen bezogenes" Verhalten entwickeln, ist eine solche Definition ungeeignet, um soziale von nichtsozialen Formen zu unterscheiden, alle Tiere wären danach „sozial".

Eine ebenfalls häufige Definition betrachtet nur solche Arten als sozial, bei denen bestimmte Artgenossen einschneidende Opfer zugunsten anderer bringen, so etwa die Honigbienenarbeiterin, die auf eigene Fortpflanzung verzichtet und die Nachkommen ihrer Königin betreut. Diese Auffassung ist zwar klar umschrieben, läßt aber viele wichtige Vorstufen

der hochsozialen Lebensformen unberücksichtigt, die sich dennoch erheblich „sozialer" verhalten als normale, solitäre Insekten.

Es ist somit eine weniger exklusive Definition zu suchen, und es muß zwischen dem nach der ersten Definition weit verbreiteten „sozialen Verhalten" einerseits und „sozialen Tieren" andererseits unterschieden werden.

Als „solitär" können auf jeden Fall alle Tierarten bezeichnet werden, die außer dem oft flüchtigen Kontakt mit dem Sexualpartner praktisch keine Beziehungen zu Artgenossen haben, z. B. auch ihre Eier irgendwo ablegen und die Jungen nie zu Gesicht bekommen. Hierzu zählen unter den Insekten etwa die meisten Heuschrecken, Wanzen, Käfer, Fliegen und andere.

Gelegentliche Ansammlungen größerer Gruppen solcher solitären Tiere kommen vor, wenn ein gemeinsames Interesse an einem Ort besteht, wenn etwa Fliegen ihre Eier an einem Kadaver ablegen oder Falter eine Laterne umschwirren. Dies sind sicher keine Anzeichen sozialen Verhaltens.

Bei anderen homotypischen (aus Tieren einer Art bestehenden) Gruppierungen, wie etwa Fischschwärmen, ziehenden Vögeln, Lemmingen, Wanderheuschrecken, wird ein Instinkt wirksam, ein Trieb, der die Tiere veranlaßt, bei der Aggregation zu verbleiben, die Nähe der Artgenossen zu suchen, auch ganz außerhalb etwa sexueller Attraktion oder anderer Interessen.

Ein derartiger Aggregationstrieb wird bereits mit einer gewissen Berechtigung als soziales oder „subsoziales" Verhalten bezeichnet. Allerdings bestehen bei genauer Analyse noch wesentliche Unterschiede zu eindeutig sozialen Gruppen. Eine vielleicht geeignete Definition könnte lauten:

Sozial sind alle die Arten, bei denen Artangehörige etwas *füreinander* tun, zum Vorteil des Artangehörigen, einseitig oder gegenseitig, unter Umständen ohne sofortigen eigenen Nutzen daraus zu ziehen.

Damit sind alle die Arten ausgeschlossen, die normalerweise solitär leben und nur bestenfalls etwas *miteinander* tun, sich etwa an einem Futter- oder Rastplatz gruppieren, gemeinsam ein Winterquartier beziehen oder dergleichen. Kennzeichnend für diese „anonymen Verbände" ist, daß im Gegensatz zu sozialen Gruppierungen zwischen den Angehörigen kein gegenseitiges „persönliches Kennen" und keine Familienbindungen vorliegen. Allenfalls resultiert für alle Gruppenglieder gemeinsam ein gleichartiger Nutzen, wie etwa Schutz vor Kälte oder vor Feinden. Anonyme Verbände sind zudem temporär und offen, die Mitglieder sind beliebig austauschbar.

Dennoch kann bereits in solchen Verbänden eine gegenseitige Beeinflussung bis hin zu physiologischen und morphologischen Veränderungen führen. Bekannte Beispiele liefern die Wanderheuschrecken, bei denen die solitäre und gregäre Phase einer Art sich so weit unterscheiden können, daß sie bereits als eigene Unterarten oder gar Arten beschrieben wurden. Vor dem Aufbruch zum Wanderzug beeinflussen sich die Larven gegenseitig durch taktile Reize und Pheromone (Duftstoffe) so, daß sie Gestalt und Färbung der Wanderform annehmen. Allein würde jede Larve sich zur solitären Form entwickeln, aber bereits zwei Larven im engen Käfig wachsen zur Wanderform heran (30).

Soziale Verhaltensweisen, „füreinander Handeln" nach der oben gegebenen Definition, zeigen sich nun auffallend oft zwischen nahen Verwandten, zwischen Eltern und Nachkommen etwa oder unter Geschwistern. Es ist geradezu eine Grundeigenschaft der meisten sozialen Gruppierungen, daß ihre Angehörigen untereinander eng verwandt sind, und für die staatenbildenden Insekten trifft dies fast generell zu. Eine Erklärung dafür soll in Kap. 9 gegeben werden.

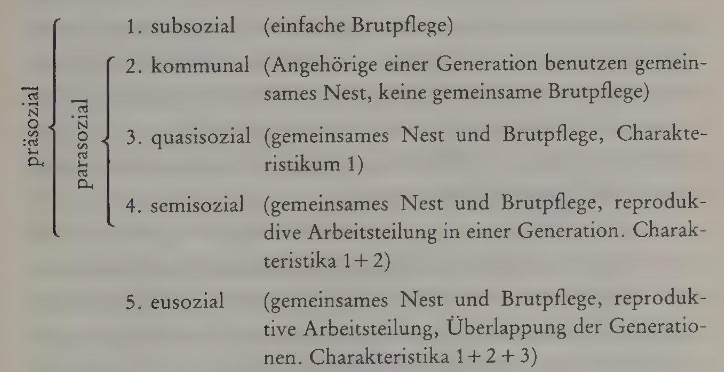
Vorab sei darauf hingewiesen, daß es auch unter den sozia-

len Arten noch Abstufungen, verschieden spezialisierte Formen des Soziallebens gibt. Eine brauchbare Untergliederung geht auf Michener (118) zurück.

Danach zeichnen sich die Sozietäten der höchstentwickelten staatenbildenden Termiten und Hautflügler durch drei Eigenschaften aus:

1. Mehrere Individuen einer Art kooperieren bei der Brutpflege (im Gegensatz zur einfachen Betreuung der Nachkommen durch ihre Mutter/Eltern allein)
2. Es liegt reproduktive Arbeitsteilung vor (neben fertilen Männchen und Weibchen gibt es sterile Arbeiter oder Arbeiterinnen)
3. Mindestens zwei Generationen leben gemeinsam und kooperieren (z. B. Eltern und Nachkommen, „Überlappung der Generationen").

Arten, die alle drei Charakteristika aufweisen, werden als „eusozial", als eigentlich staatenbildende Insekten bezeichnet. Sind nur eines oder zwei der genannten Merkmale verwirklicht, so werden die betreffenden Arten „präsozial" genannt. Ein System der Stufen sozialen Verhaltens gibt Schema 1 wieder.




Schema 1

Die Stufen 1–4 in diesem Schema werden als präsozial der eusozialen Stufe gegenübergestellt, für 2–4 wird die Bezeichnung parasozial vorgeschlagen. Sie umfaßt alle Stufen, in denen die Sozietät aus Angehörigen nur einer Generation besteht. Die etwas verwirrende Vielfalt von Begriffen gewinnt allerdings ihre Berechtigung im Hinblick auf die Evolution der eusozialen Insekten. Hier werden nämlich zwei Wege diskutiert, der subsoziale, der direkt von dieser Stufe zur eusozialen führt, und der parasoziale, der über die kommunale, quasi- und semisoziale Stufe dieses Stadium erreicht (Kap. 9).

Beispiele für die genannten Formen der sozialen Organisation finden sich nicht nur zahlreich unter den Hymenopteren. Präsoziale Lebensformen kommen bei vielen anderen Insekten und auch bei Krebsen und Spinnentieren vor. Schließlich sind soziale Verhaltensmuster bei Wirbeltieren, besonders Fischen, Vögeln, Säugern, hier einzuordnen, wobei jedoch nirgends außerhalb der Termiten und Hymenopteren die eusoziale Stufe erreicht wurde.

So ist subsoziales Verhalten, Brutpflege der Jungen durch das Muttertier, ewa von Skorpionen bekannt (Abb. 8). Der in Südeuropa verbreitete Euscorpius italicus ist lebendgebärend. Die Jungtiere sammeln sich auf dem Rücken des Muttertieres und verbleiben einige Zeit in dessen Schutz. Afterskorpione (Pseudoscorpionida) tragen ebenfalls ihre Jungtiere auf dem Rücken, das Weibchen füttert sie zudem mit einem Sekret aus seiner Genitalspalte.

Auch Wolfsspinnen, zu denen die Taranteln (Abb. 9) zählen, tragen ihren Eikokon und anschließend die Jungen mit sich. Eine einheimische Haubennetzspinne, Theridion impressum, füttert ihre Jungen von Mund zu Mund mit vorverdauter Nahrung (94).

Tropische Webspinnen (Stegodyphus sarasinorum, S.



Abb. 8: Ein Skorpion, Euscorpius italicus, Weibchen mit Jungtieren auf dem Rücken.

pacificus u. a.) bauen riesige Gemeinschaftsnetze, in denen sie gefangene Beute gemeinsam aussaugen und zuweilen auch ihre Brut gemeinsam aufziehen und füttern. Sie repräsentieren so den quasisozialen Zustand, indem die Weibchen, Angehörige einer Generation, im gemeinsamen Wohnbau, dem Netz, gemeinsame Butpflege treiben (95). Die quasisoziale Stufe ist allerdings die höchste, die außerhalb der Insekten bei Arthropoden erreicht wird.

Bei den Insekten selbst kommen in einigen der etwa 38 Ordnungen Ansätze sozialen Lebens vor, meist in Form von Brutpflege, also Subsozialverhalten. So bewachen die Weibchen des Ohrwurms (Forficula, O. Dermaptera) ihre Gelege und auch einige Zeit die Larven. Das Muttertier stirbt



Abb. 9: Eine Tarantel mit ihren Jungen auf dem Hinterleib.

schließlich und wird von den Jungen gefressen. Auch die Kakao-Stinkwanze Mecistorhinus tripterus (O. Heteroptera) bewacht Gelege und Larven für einige Tage und verhindert damit teilweise die Parasitierung durch Zehrwespen (168). Unsere Maulwurfsgrille (Gryllotalpa, O. Ensifera) legt in ihrem Gangsystem einen Wohnkessel an, in dem sie die Eier und Larven bewacht (76). Subsozialverhalten kommt ferner bei vielen Coleopteren vor. Es enstand in nicht weniger als neun Käferfamilien. Bekannt sind die Pillendreher (F. Scarabaeidae), bei denen Weibchen oder beide Eltern eine Brutpille aus Laub oder Kot formen und diese mit der darin sich entwickelnden Brut bewachen. Eine besonders hochentwickelte Brutpflege zeigen auch die Totengräber (Necrophorus, F. Silphidae). Ein Pärchen dieser Aaskäfer vergräbt gemeinsam die Leiche einer Maus oder eines Vogels und formt aus der verwesenden Fleischmasse eine Kugel. Das Weibchen legt seine Eier in einen seitlichen Gang im Erdreich, frißt dann eine Grube

oben in die Fleischkugel und lockt die bald schlüpfenden Larven mittels Zirptönen zu sich. Die Larven sammeln sich in der Grube wie Jungvögel im Nest und betteln mittels bestimmter Bewegungen. Das Weibchen füttert die Larven schließlich von Mund zu Mund mit vorverdautem Fleisch (Abb. 10).

Die Reihe dieser Beispiele vor allem subsozialen Verhaltens bei Insekten ließe sich noch erheblich verlängern. Für eine umfassende Darstellung sei auf Wilson (168) verwiesen. In Kap. 4 werden noch einige quasi- und semisoziale Formen unter den Hymenopteren Erwähnung finden, doch soll in den folgenden Abschnitten im wesentlichen die Lebensweise der eusozialen Hautflügler und Termiten beschrieben werden.

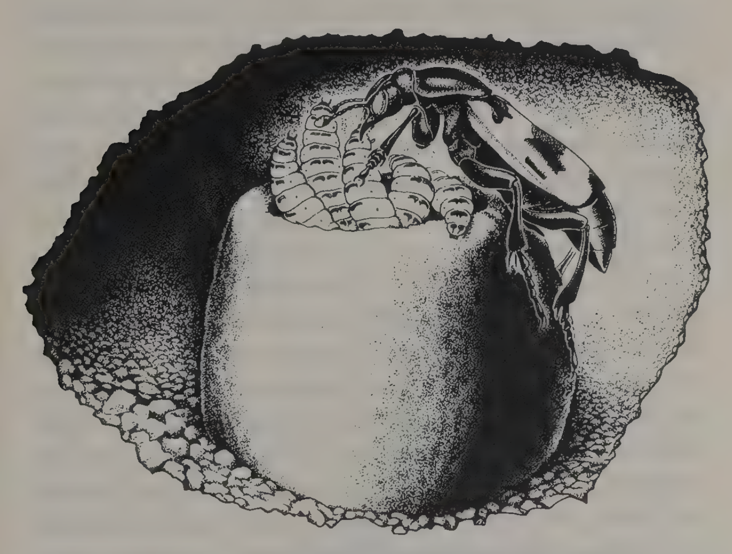


Abb. 10: Ein Weibchen des Totengräbers, Necrophorus vespillo, füttert eine Larve mit herausgewürgtem Darminhalt. Die Larven liegen in einer Grube in der von den Käfern geformten Aaskugel. Aus: (168).

## 4. DIE STAATENBILDENDEN HAUTFLÜGLER

Die Hymenopteren stellen die an Artenzahl und Vielseitigkeit der Lebensweisen bedeutendste Gruppe staatenbildender Insekten. Man nimmt an, daß innerhalb der Hautflügler mindestens 11 Evolutionslinien unabhängig voneinander die eusoziale Stufe erreicht haben. Die Hauptgruppen stellen dabei die Wespen, Ameisen und Bienen dar, deren Biologie aufgrund sehr wesentlicher Unterschiede getrennt beschrieben werden soll.

Allgemein kennzeichnend für die Ordnung Hymenoptera ist der Legeapparat der Weibchen, der aus 3 paarigen Elementen besteht, im einzelnen jedoch stark abgewandelt sein kann. Hinzu kommt eine bei Weibchen stets vorhandene Giftdrüse (113). Typisch für die Ordnung ist weiterhin, daß das 1. Hinterleibssegment als Epinotum (= Propodeum, = Mittelsegment) dem Thorax aufgelagert wird und mit diesem fest verwächst (158).

Schließlich ist eine gerade für die sozialen Formen besonders wichtige Erscheinung die haplo-diploide Geschlechtsbestimmung: Hymenoptera-Männchen entstehen stets parthenogenetisch, aus unbefruchteten Eiern, haben somit nur einen Chromosomensatz (von der Mutter) und bleiben auch in vielen Körpergeweben haploid (158). Weibchen und Arbeiterinnen entstehen dagegen aus befruchteten Eiern und sind normal diploid. Bei den meisten anderen Insekten erfolgt die Geschlechtsbestimmung durch Geschlechtschromosomen nach dem XY- oder XO-Typ.

Das System der Hymenopteren umfaßt die artenreiche 1. Un-

terordnung der Symphyta oder Pflanzenwespen mit z. B. den Blattwespen, Holzwespen und Halmwespen. Sie besitzen im weiblichen Geschlecht wohlentwickelte Legestachel, mit deren Hilfe die Eier ins Substrat, etwa in Holz, eingeschoben werde. Ihre Larven sind in der Regel selbständig, mit wohlentwickelten Extremitäten versehen, wie z. B. die raupenähnlichen Larven der Blattwespen. Soziale Formen kommen in dieser Unterordnung nicht vor.

Die 2. Unterordnung, Apocrita, schließt die Schlupfwespen, Faltenwespen, Bienen und Ameisen ein. Für sie kennzeichnend ist die stets zwischen Epinotum und 2. Hinterleibssegment vorhandene enge „Wespentaille". Bei Ameisen können zwischen den folgenden Segmenten eine oder zwei weitere derartige Einschnürungen liegen. Ihre Larven besitzen generell weder Augen noch echte Extremitäten. Außerdem ist der Mitteldarm dieser Larven in der Regel am Hinterende verschlossen, so daß der Kot, der sich im Mitteldarm ansammelt, erst am Ende des Larvenlebens, vor der Verpuppung, als Meconium abgegeben wird. Dies ist für die Schlupfwespen, die sich innerhalb eines lebenden Wirtsorganismus entwickeln, ebenso von Bedeutung wie für die sozialen Hautflügler: Die Brut wird damit „pflegeleicht", die Larven verschmutzen nicht fortwährend das Nest.

Innerhalb der Apocrita werden zwei Reihen, die Terebrantes („Legimmen") und die Aculeata („Stechimmen"), unterschieden. Erstere umfassen u. a. die Brack-, Zehr-, Gall- und Schlupfwespen, die wie die Symphyta ihren Legestachel noch als solchen benutzen. Für sie charakteristisch ist eine meist „parasitoide" Lebensweise, d. h., die Eier werden in einen lebenden Wirtsorganismus placiert, die Larven, etwa der Schlupfwespen, fressen das Wirtstier aus und verlassen es nach seinem Tod zur Verpuppung. Auch die Terebrantes umfassen keine sozialen Formen.

Bei den Aculeata ist generell der Legebohrer zum Wehrstachel umgebildet. Die Eier treten an der Basis dieses Stachels aus. Auch Königinnen von Bienen, Hummeln, Wespen und vielen Ameisenarten können somit ihren Stachel als Abwehrwaffe benutzen, soweit er nicht zugunsten anderer Wehrmechanismen reduziert ist. Der Wehrstachel fehlt aufgrund seiner Herkunft vom Legebohrer natürlich stets den Hymenopteren-Männchen.

Zu den Aculeata gehören einige kleinere Familien mit zum Teil subsozialem Verhalten, so die Goldwespen (Chrysididae), Bienenameisen (Mutillidae) und Dolchwespen (Scoliidae). Wichtiger sind hier die Überfamilien der Formicoidea (Ameisen), Apoidea (Bienen) und Vespoidea (Faltenwespen), denen jeweils eigene Abschnitte gewidmet werden sollen.

### *4.1 Die sozialen Wespen*

Die Überfamilie der Vespoidea enthält rund 15000 Arten, von denen die Mehrzahl in den Tropen lebt. Wir beschränken uns hier auf die Familie der Vespidae selbst, die etwa 1000 Arten mit solitärer bis eusozialer Lebensweise umfaßt.

So ist die indoaustralische Unterfamilie der Stenogastrinae durch eine interessante kommunale Lebensweise ausgezeichnet (Abb. 11).

Ein begattetes Weibchen der Gattung Stenogaster baut mehrere Zellen aus einer Holzkartonmasse und zieht darin Larven auf. Wenn das alte Weibchen stirbt, bauen mehrere Töchter am alten Nest weiter, doch zieht jedes Weibchen seine Brut für sich allein auf, es gibt ein gemeinsames Nest, aber die Bewohner pflegen ihre Brut ohne Kooperation.

In der Unterfamilie der Polistinae (Feldwespen) treten höher soziale Formen bis hin zu eusozialen auf. So ist aus



Abb. 11: Wespen der Gattung Stenogaster und ihre Nester. Links: Weibchen von Stenogaster micans luzonensis, darunter ihr Nest. Nestbau und Brutpflege erfolgen durch ein einziges Weibchen (solitäre Art). Rechts: Nest von Stenogaster depressigaster mit einem Weibchen am unteren Ende; kommunale Art. Aus: (168).

Zentralafrika die Gattung Belonogaster besser untersucht: Ein oder mehrere Weibchen bauen gemeinsam ein Holzkartonnest und ziehen darin Larven auf. Die Sozietäten erreichen bis 20 adulte Individuen, das Nest kann 200 Zellen umfassen. Junge Weibchen arbeiten vor und auch einige Zeit nach ihrer Begattung bei der Brutpflege mit, werden aber dann bald fertil und legen Eier. Dieses System repräsentiert wohl das quasisoziale Stadium, mit kooperativer Brutpflege, aber noch ohne ausgedehnte Überlappung der Generationen

und ohne reproduktive Arbeitsteilung: Alle Weibchen werden schließlich fertil. Die Sozietäten zerfallen früher oder später, teils durch übermäßige Männchenproduktion und infolge von Parasitenbefall. Überlebende Jungweibchen gründen dann an anderer Stelle neue Nester (168). Nach Evans und West Eberhard (38) kommen allerdings auch bei Belonogaster sterile Arbeiterinnen vor.

Die eusoziale Stufe wird sicher erreicht von der Gattung Polistes, den Feldwespen, die auch in unserer Fauna mit einigen Arten vertreten sind. Ihre soziale Organisation entspricht weitgehend der in der Unterfamilie Vespinae mit z. B. den Hornissen.

Das Nest der Feldwespen besteht, wie bei den Vespinae, aus Holzkarton, einer papierähnlichen Masse, die von den Tieren aus abgeschabtem Holz und Speichel selbst hergestellt wird. In der Regel umfaßt das Nest nur eine einzige Wabe, deren sechseckig aneinandergebaute Zellen nach unten geöffnet sind. Der ganze, meist nur 5–10 cm messende Wabenteller ist mittels eines Stielchens an einem Zweig oder unter einem überhängenden Stein befestigt (Abb. 12). Die Vespinen dagegen bauen mehrere Wabenteller untereinander, die durch Stützpfeiler miteinander verbunden sind. Außerdem bilden sie im Gegensatz zu den Polistes-Arten um das Nest eine mehrschichtige Isolationshülle aus Holzkarton. (Abb. 13).

Die madenförmigen Larven hängen kopfunter in den Zellen. Vor der Verpuppung spinnen sie mittels eines Sekretes aus ihren Speicheldrüsen einen kuppelförmigen Deckel über die Zellenöffnung.

Die Mitglieder einer reifen Sozietät im Sommer sind in beiden Gruppen, den Vespinae und Polistinae, je ein fertiles, begattetes Weibchen, die Königin, die allein Eier ablegt, daneben eine Anzahl von Arbeiterinnen. Bei Polistinae sind dies



Abb. 12: Feldwespe der Gattung Polistes an ihrem Nest, das aus einer Wabe besteht und keine Hülle besitzt. Aus: (38).

nur bis etwa 100, bei Vespinae kann ihre Zahl mehrere 1000 erreichen. Die Arbeiterinnen sind sterile weibliche Tiere, deren Aufgabe darin besteht, das Nest weiterzubauen, Futter herbeizuschaffen, die Larven zu füttern und so weiter.

Wie für eusoziale Arten nach der Definition charakteri-

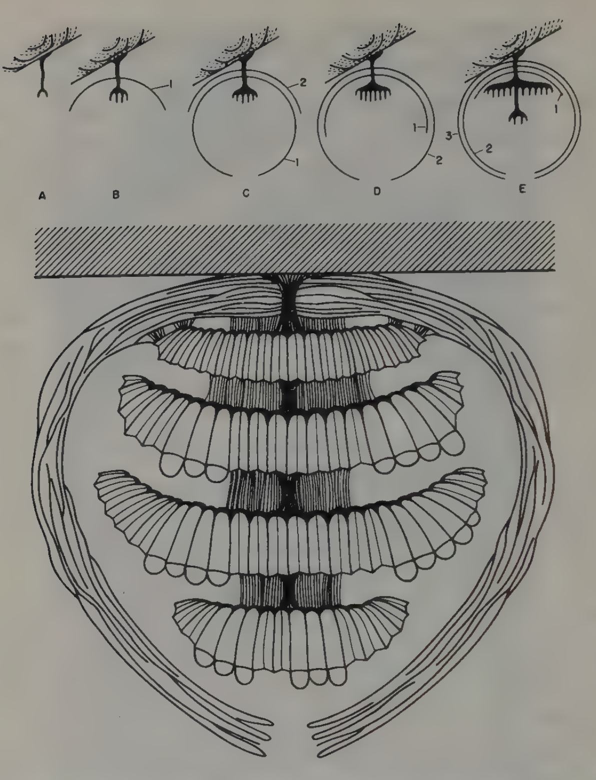



Abb. 13: Nest einer Vespine, Vespula saxonica, mit mehreren Wabentellern und einer Hülle. Darüber die Entwicklung eines neu gegründeten Nestes. Aus: (168).

stisch, liegt eine reproduktive Arbeitsteilung vor. Da Königin und Arbeiterin sich oft auch in der Größe unterscheiden, ist ein Polymorphismus im weiblichen Geschlecht festzustellen, die Weibchen kommen in zwei Morphen vor. Der Polymorphismus ist allerdings bei Wespen noch wenig ausgeprägt, gelegentlich wird er nur in den Funktionen von Königin und Arbeiterin sichtbar.

Königinnen und Arbeiterinnen werden auch als zwei Kasten, die reproduktive und die arbeitende, bezeichnet. Männchen nehmen nur wenig am sozialen Leben teil, sind nicht polymorph und werden in der deutschsprachigen Literatur (im Gegensatz zur angelsächsischen) in der Regel nicht als Kaste bezeichnet (Kap. 6).

Im Wespennest finden sich im Sommer neben den Adulten natürlich auch Eier, Larven verschiedener Entwicklungsstadien und Puppen. Gegen den Herbst zu legt die Königin unbefruchtete Eier, aus denen Männchen entstehen. Außerdem entwickeln sich in größeren Zellen Jungköniginnen.

Männchen und junge Königinnen fliegen aus und kopulieren. Die Männchen sterben danach bald ab, während sich die Jungköniginnen mit dem im Receptaculum gespeicherten Sperma einzeln an geschützten Orten zur Überwinterung verkriechen.

Das alte Volk, Königin, Arbeiterinnen und noch vorhandene Brut, erfrieren in der Regel oder fallen Parasiten und Bakterien zum Opfer.

Die überwinterten Jungköniginnen legen, jede für sich, im Frühjahr neue Nester an. Es handelt sich also bei den einheimischen Faltenwespen stets um einjährige Sozietäten.

Als Nahrung dient den Wespen in erster Linie tierische Beute, besonders andere Insekten wie Fliegen, Käfer, Heuschrecken. Daneben werden Pflanzensäfte, Nektar, Honigtau, Obst aufgenommen, vor allem im Spätsommer und Herbst. Gelegentlich überfallen Wespen, vor allem die Hornisse, Bienenstöcke, um Honig zu rauben. Eine Speicherung von Nahrung in Zellen kommt allerdings nur bei Polistinen in geringem Umfang vor.

Als interindividuelle Beziehungen zwischen Angehörigen eines Volkes – alle nicht zum Volk gehörigen Artgenossen werden in der Regel vertrieben oder umgebracht, wenn sie in

Nestnähe geraten – finden sich regelmäßig gegenseitige Fütterung der Adulten, ferner Fütterung der Larven aus dem Kropf (Regurgitation) oder mit durchgekauten Fleischkügelchen.

Die Larven ihrerseits geben auf Reizung, Betasten etc. große Tropfen eines Sekretes ab, das aus den Speicheldrüsen stammt. Dieses Sekret stellt ein hochwertiges Futter dar. Es enthält bis 10% Glucose und den Insektenblutzucker Trehalose sowie bis 1,8% Protein bzw. Aminosäuren (111). Bei mehrmaligem „Melken" kann eine Larve bis zur Hälfte ihres Körpergewichts in Form dieses Sekrets abgeben. Die Bedeutung liegt darin, daß die Larven mit diesem Futter als lebende Speicher den Adulten das Überleben einiger Tage mit schlechtem Flugwetter ermöglichen.

Bei der mediterranen Hornisse Vespa orientalis haben Ikan et al. (75) beobachtet, daß die Adulten keine proteinspaltenden Enzyme besitzen. Ihren Aminosäurebedarf sollen sie nur aus dem Speichel der Larven decken, die verfütterte Fleischnahrung verdauen können. Allerdings wurden inzwischen bei Vespula- und Polistes-Arten Proteasen auch im Verdauungstrakt adulter Tiere gefunden, so daß die Ergebnisse von Ikan et al. in Zweifel zu ziehen sind (74).

Der in jedem Fall für die Adulten zeitweilig lebensnotwendige Futteraustausch untereinander und mit den Larven wird als Trophallaxis bezeichnet. Diese soll daneben auch für die Bindung der Adulten untereinander und an die Larven eine gewisse Rolle spielen.

In der Wespensozietät sind, wie in jedem anderen Insektenstaat, gewisse Verfahren der Kommunikation, der Verständigung, erforderlich. Bei Adulten erfolgt so das Betteln um Futter (Abb. 14) durch Fühlerschläge. Hungrige Larven erzeugen durch Nagen an den Zellwänden Vibrationssignale, die Adulte mit Futter heranlocken. Weitere Einzelheiten werden in Kap. 8 dargestellt.



Abb. 14: Regurgitationsfütterung zweier Wespen, Vespula germanica. Das fütternde Tier (links) hat die Mandibeln geöffnet, das bettelnde Tier (rechts) betastet mit den Antennen die Mundteile des Partners. Aus: (168).

Bei den Vespinae der Mittelbreiten wird das Volk und die Sozietät, wie oben beschrieben, von einer Jungkönigin gegründet. Sie verbleibt auch als einzige Königin und Eierlegerin bis zum Ende der Sozietät im Nest, das Volk ist somit monogyn.

Bei tropischen Faltenwespen ist dagegen Polygynie, die Anwesenheit mehrerer Königinnen in einem Volk, viel häufiger. West-Eberhard (162) hält Polygynie sogar für die typische Organisationsform bei Wespen, während sie die Monogynie als Anpassungserscheinung an das Jahreszeitenklima interpretiert. Tropische Wespen bilden auch mehrjährige Sozietäten, deren Nester oft über viele Jahre besiedelt bleiben (38). Die Vermehrung der Staaten erfolgt dann über Schwärme, ähnlich wie bei der Honigbiene, doch oft mit mehreren Königinnen.

Eine weitere, interessante Variante der sozialen Organisation findet sich bei einheimischen und nordamerikanischen Feldwespen (Polistes). Hier schließen sich oft mehrere begattete Weibchen im Frühjahr einer Jungkönigin an, während sie mit der Nestgründung beginnt. Sie bauen mit an der Wabe, legen auch einige Eier, doch entwickelt sich bald in der

Gruppe eine Rangordnung. Ein α-Weibchen dominiert über alle anderen, frißt ihre Eier und „schikaniert" sie durch Scheinangriffe, Aufreiten und ähnliches. Die „Hilfsweibchen" nehmen schließlich die Stellung von Arbeiterinnen ein und werden nach dem Schlupf der ersten echten Arbeiterinnen sogar vertrieben oder getötet. Es entwickelt sich jedenfalls keine Polygynie mit mehreren, voll fertilen Königinnen. Das beschriebene System wird als „funktionelle Monogynie" bezeichnet (161).

Während die einheimischen sozialen Wespen alle die beschriebenen Nester aus Holzkarton mit horizontalen, nach unten offenen Waben bauen, unterscheiden sich einige tropische Gruppen darin, daß sie etwa ihre Waben peripher an der Nesthülle befestigen oder auch am Substrat, Baumrinde, Blättern und dergleichen (38). Auch Schlamm und andere Materialien können zum Nestbau verwendet werden, so daß unter Umständen mehrere Kilogramm schwere „Keramiknester" entstehen (43).

Unter den sozialen Leistungen der Wespen ist schließlich noch hervorzuheben, daß die größeren Völker mit einer isolierenden Nesthülle eine gewisse Wärmeregulation im Nest betreiben können. Im Sommer wird über mehrere Monate hinweg eine relativ konstante Temperatur um 30 °C aufrechterhalten, die auch bei Außenwerten von 12 °C nur um 2–3 °C absinkt. Die Wärmeproduktion erfolgt dabei durch den Stoffwechsel der Larven und Adulten. Sie kann durch Betätigung der Flugmuskulatur bei angelegten Flügeln unterstützt werden. Umgekehrt wird bei Überhitzung Wasser im Kropf eingetragen und auf der Nesthülle verteilt. Durch Flügelfächeln kann die entstehende Verdunstungskälte verstärkt werden.

Auch in der Überfamilie der Apoidea sind, wie bei den Wespen, alle Übergangsstufen von solitär lebenden bis hin zu eusozialen Formen vertreten. Staatenbildung tritt allerdings nur bei einem kleinen Teil der auf weltweit etwa 20000 geschätzten Arten auf (168). Dennoch nimmt man an, daß allein bei den Bienen die eusoziale Stufe in acht unabhängigen Evolutionslinien erreicht wurde. Allgemein sind Bienen im Habitus plumper als Wespen und stärker behaart, am auffälligsten tritt dies etwa bei Hummeln in Erscheinung.

Bei Bienenartigen ist wie bei Wespen der Legestachel generell zum Wehrstachel umgewandelt. Weiterhin besteht allgemein die Nahrung von Larven wie Adulten aus Blütenpollen (Proteinquelle), Nektar und Honigtau. Die flüssige Nahrung, selten auch Pollen (Holzbiene Xylocopa), wird im Kropf transportiert, für das Sammeln und Eintragen des Pollens sind Teile der dichten Behaarung als „Bauchbürsten" oder als spezielle Haarlocken oder Körbchen an den Hinterbeinen entwickelt (Abb. 15). Oft werden Pollen und Nektar für die Brutfütterung vermengt. Bei primitiven Bienen erfolgt die Brutfütterung in Form des "mass-provisioning", d. h., die Futtermasse wird in einer Zelle deponiert, ein Ei daraufgelegt und die Zelle verdeckelt. Die Larve versorgt sich dann selbst, und erst die Imago öffnet nach dem Schlupf aus der Puppe die Zelle. Bei solitären Bienen geschieht dies zum Teil erst im folgenden Jahr, wenn das Muttertier längst verendet ist. In diesem Fall handelt es sich nur um eine Brutvorsorge im Gegensatz zur Brutfürsorge oder Brutpflege bei subsozialen oder höher sozialen Arten.

"Progressive feeding", das mehr oder weniger kontinuierliche Nachfüttern der Larven, ist kennzeichnend für die meisten spezialisierten Formen, doch kommt selbst bei



Abb. 15: Honigbiene mit Pollenhöschen an den Schienen der Hinterbeine. Aus: Larson und Larson, 1971.

eusozialen stachellosen Bienen noch mass provisioning vor.

Auch innerhalb der Apoidea sollen nur wenige Vertreter aus einigen Familien exemplarisch dargestellt werden. So umfaßt die wichtige Familie der Halictidae, Furchenbienen, etwa 2000 Arten, die alle Übergänge von solitärer zu eusozialer Lebensweise zeigen. Die Tiere sind relativ klein, sie erreichen maximal etwa die Größe von Honigbienen. Ihre Nester (Abb. 16) legen sie in der Regel im Boden an. Die Kopula erfolgt üblicherweise im Herbst, die Männchen sterben und die Weibchen überwintern. Im Frühjahr werden neue Nester durch einzelne Weibchen oder mehrere gemeinsam gegründet. Sakagami (137) gibt einen Überblick der Entwicklungsmöglichkeiten der neugegründeten Nester bei verschiedenen Gattungen und Arten.

So ist Lasioglossum occidens einjährig, das Weibchen verproviantiert seine Zellen, legt Eier hinein, verschließt sie und stirbt schließlich, bevor die neue Generation schlüpft.

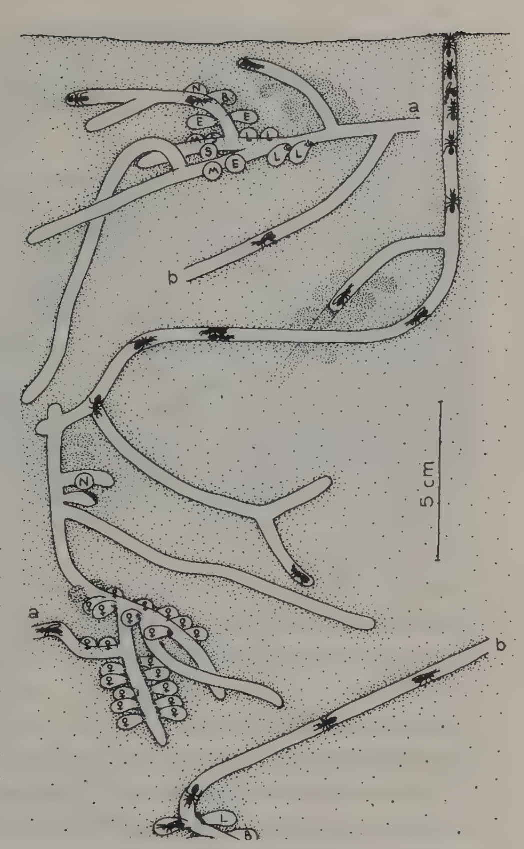



Abb. 16: Nest einer primitiv-eusozialen Biene, Dialictus zephyrus, im Boden. B Pollenklumpen. E Eier, S, M, L kleine, mittlere und große Larven, ♀ Weibchenpuppen, N leere Kammern, a, b: Teile der Nestanlage versetzt gezeichnet. Aus: (168).

Bei Evylaeus duplex entstehen aus den ersten Zellen kleine, sterile Weibchen, die ihrer Mutter helfen, im selben Jahr eine zweite Brut großer Weibchen und Männchen aufzuziehen.

Evylaeus malachurus hat 3–4 Brutperioden im Jahr, wobei die letzte voll entwickelte Weibchen und Männchen ergibt, in den vorhergehenden entstehen Arbeiterinnen. Diese sind von den Weibchen morphologisch bereits so deutlich unterschieden, daß sie ursprünglich als eigene Art beschrieben wurden.

Evylaeus marginatus schließlich ist mehrjährig, erst im fünften Jahr produziert die Sozietät Geschlechtstiere. Die soziale Organisation dieser Art erreicht schon beinahe die der Honigbiene.

Ähnliche Entwicklungsreihen lassen sich in weiteren Familien aufzeigen, so den Anthophoridae und vor allem den Apidae selbst.

Solitäre bis quasisoziale Lebensformen sind in dieser Familie allerdings auf die Unterfamilie der Euglossinae in den neuweltlichen Tropen beschränkt, während die Unterfamilien der Bombinae (Hummeln) und Apinae (stachellose Bienen und Honigbienen) ausschließlich eusoziale Arten umfassen.

Die allbekannten Hummeln bilden in den Mittelbreiten einjährige Sozietäten, ähnlich wie Hornissen oder Feldwespen. Begattete, überwinterte Königinnen gründen einzeln im Frühjahr ihre Nester. Ihre ersten Töchter sind zunächst kleine Arbeiterinnen, später im Sommer entstehen größere Arbeiterinnen, schließlich die großen Jungköniginnen und gleichzeitig Männchen (Drohnen). Wie bei den Wespen geht das alte Volk im Herbst zugrunde, und nur die begatteten Jungköniginnen überwintern.

Die Hummelsozietäten erreichen in den Mittelbreiten Volksgrößen von nur 100 bis 500 Adulten. Aus den Tropen sind auch mehrjährige, sehr große Völker bekannt (Bombus atratus, 118), die mehrere Königinnen enthalten können.

Die Nester finden sich meist in natürlichen Höhlungen, Mäuselöchern, Baumhöhlen etc., das Nest selbst besteht aus einer lockeren Hülle aus Pflanzenfasern, Haaren, Federn, die mittels eines Sekrets der Mandibeldrüsen verklebt sind. Im Inneren werden aufrecht am Boden stehende, urnenförmige Zellen gebaut, die aus Wachs von Wachsdrüsen des Hinterleibes bestehen. Sie sind nicht in eigentlichen Waben angeordnet (Abb. 17).



Abb. 17: Nest einer Hummel (Bombus lapidarius), in einem verlassenen Mäusenest. Die große Königin (rechts oben) sitzt auf einer Gruppe von Kokons mit Arbeiterin-Puppen. Links oben und unten Gemeinschaftszellen mit Larven, unten geöffnet. Links und Mitte: offene Hönigtöpfe, rechts verlassene Kokons mit Pollenvorräten. Aus (168).

In die Zellen werden Honig und Pollen deponiert. Einzigartig bei sozialen Hymenopteren ist hier die Ablage mehrerer Eier in eine Zelle. Erst vor der Verpuppung spinnt sich jede Larve einen eigenen Kokon, wobei ein Spinnsekret aus ihren Speicheldrüsen Verwendung findet. Das Wachs wird dann von den Arbeiterinnen abgebaut und anderweitig verwendet. Nach dem Schlupf der Jungtiere können die Kokons als Vorratsbehälter dienen.

In der Versorgung der Brut durch die Adulten lassen sich bei Hummeln zwei Verfahren unterscheiden. Die ursprünglicheren "pocketmaker" bauen seitlich an eine Zelle mit heranwachsenden Larven Wachstaschen, die mit Pollen gefüllt werden. Die Larven fressen sich zu diesem Futter durch. Die

“pollen-storer” speichern Pollen in alten Puppenkokons und füllen diesen bei Bedarf sukzessive direkt in die Larvenzellen nach. Die Larven werden zusätzlich mit Sekreten aus den Hypopharynx- und Labialdrüsen der Adulten versorgt. Eine besondere Form der Brutpflege durch die Königin während der Koloniegründung besteht darin, daß die Königin regelmäßig in einer sattelförmigen Grube auf der ersten Brutzelle lagert und diese wärmt. Die Königin erzeugt dabei Wärme mittels der Flugmuskulatur und bringt die Temperatur in der Zelle auf nahezu 38 °C. Dies beschleunigt die Entwicklung der ersten Arbeiterinnengeneration. Später werden durch den Stoffwechsel von Brut und Arbeiterinnen im Nest durchweg höhere Temperaturen als in der Umgebung aufrechterhalten. Überhitzung wird ähnlich wie bei Wespen durch Flügelschwirren über den Zellen abgebaut. Bombus terrestris hält so die Nesttemperatur während der Brutperiode auf etwa 33 °C konstant (118).

Die Beziehungen der Adulten untereinander werden als Dominanzverhalten der Königin über die Arbeiterinnen beschrieben. Wird die Königin eliminiert, beginnen Arbeiterinnen mit der Eiablage und entwickeln dann unter sich eine Hierarchie, wobei das dominierende Tier die meisten Eier ablegt. Anders als Wespen oder Honigbienen verteilen Hummeln kein Futter von Mund zu Mund. Statt dessen wird der Kropfinhalt in einen Honigtopf entleert, aus dem sich hungrige Nestgenossen selbst bedienen. Die Futterverteilung erfolgt damit allerdings ebenso rasch und effektiv wie bei der direkten Weitergabe.

Der Polymorphismus im weiblichen Geschlecht ist bei Hummeln recht einfach. Meist liegen zwischen Königinnen und Arbeiterinnen fließende Größenunterschiede vor. Qualitative morphologische Unterschiede treten nur in seltenen Fällen auf (Kap. 6).

Interessante Aspekte bietet das Fortpflanzungsverhalten der Hummeln. Die Männchen vieler Arten patrouillieren regelmäßig auf bestimmten Flugbahnen, wobei sie exponierte Objekte entlang der Bahn, wie Blätter, Grashalme, Steine etc., mittels Mandibeldrüsensekret markieren. Auf diesen Flugbahnen erwarten sie die Jungköniginnen, die von den Duftmarken angelockt werden (118).

Es sei an dieser Stelle vermerkt, daß sowohl bei Wespen als auch bei Hummeln sozialparasitische Arten auftreten, die keine eigenen Nester bauen und keine Arbeiterinkaste besitzen. Sie werden, zusammen mit sozialparasitischen Ameisen, in Kap. 10.2 behandelt.

Die zumindest aus wirtschaftlicher Sicht bedeutendste Gruppe der Apidae sind die eigentlichen Honigbienen. Zusammen mit den stachellosen Bienen (s. u.) repräsentieren sie die Unterfamilie der Apinae.

Zu den Honigbienen der Gattung Apis zählen nur 4 Arten, die alle eusozial leben und deren Biologie am Beispiel von Apis mellifera kurz dargestellt werden soll. Die Honigbiene ist die sicher bestbekannte soziale Insektenart, zahlreiche Bücher und eine unübersehbare Zahl von Publikationen behandeln ihre Lebensweise, Haltung und Nutzung. Wilson (168) listet 18 allein der Honigbiene gewidmete Zeitschriften auf, die nur einen kleinen Teil der tatsächlich laufend erscheinenden darstellen.

Charakteristisch für die Honigbiene ist nun, daß sie im engeren Sinne „Staaten“ bildet. Die Völker sind mehrjährig, der „Staat“ bleibt über lange Zeit erhalten, obwohl die einzelnen Arbeiterinnen und auch Königinnen ihm nur relativ kurze Zeit angehören und immer wieder ausgetauscht werden. Man spricht sogar von „Staatseigentum“ in Form der Wachswaben, die von Generation zu Generation weitervererbt werden.

Der Jahreszyklus ist geprägt durch die Überwinterung des ganzen Volkes, also Königin und Arbeiterinnen, jedoch ohne Brut. Im Frühjahr beginnt mit der ersten Pollentracht die Eiablage und die Aufzucht von neuen Arbeiterinnen. Im Frühsommer entstehen zahlreiche Drohnen aus Eiern, die von der Königin unbesamt in etwas größere Drohnenzellen abgelegt wurden, sowie einige wenige Jungköniginnen, die in speziellen „Weiselwiegen“ heranwachsen (Abb. 18).

Noch vor dem Schlupf der Jungköniginnen fliegt die Altkönigin mit einem Teil der Arbeiterinnen ab und sucht sich eine neue Niststätte, die Bienen „schwärmen“.

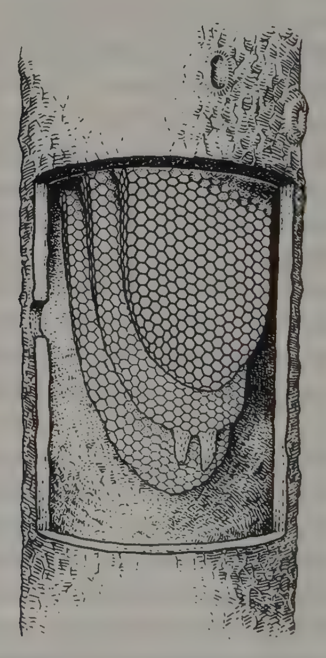


Abb. 18: Natürliches Nest der Honigbiene, Apis mellifera, in einer Baumhöhle. An der mittleren Wabe unten hängen zwei Weiselwiegen. Aus: (168).

Die erste schlüpfende Jungkönigin tötet die Rivalinnen aus den übrigen Weiselwiegen. Sie fliegt dann aus zum Hochzeitsflug und kehrt nach der Begattung in den Stock zurück.

Das Begattungsverhalten wurde erst in den letzten Jahren endgültig aufgeklärt (118, 136). Die Drohnen fliegen danach an bestimmten Sammelplätzen in losem Verband in etwa 10–30 m Höhe umher. Die Königin trifft auf diese Drohnenansammlung, lockt die Männchen mittels eines Pheromons aus ihren Mandibeldrüsen an und stimuliert sie zur Kopula. Diese erfolgt rasch, das Männchen „explodiert" förmlich beim Ausstülpen seines Genitalapparats und stirbt dabei. Die Königin fliegt innerhalb einiger Tage mehrmals, bis zu zwölfmal, zum Hochzeitsflug aus und wird dabei jeweils von mehreren Drohnen begattet. Oft haftet bei der Rückkehr zum Stock noch der ausgerissene Begattungsapparat des letzten Drohns als „Begattungszeichen" in ihrer Kloake.

Die zahlreichen Begattungen sind wohl notwendig, damit die Königin einen ausreichenden Spermavorrat von mehreren Millionen Spermien in ihrem Receptaculum ansammeln kann: Bei einer Volkgröße von 40000 bis 100000 Arbeiterinnen, die jeweils, abgesehen von der Überwinterung, nur 30 Tage Lebensdauer haben, muß die Königin diese Arbeiterinnen etwa sechsmal im Jahr ersetzen. Sie selbst erreicht eine Lebensdauer von 4 bis 5 Jahren und legt in dieser Zeit somit 2,5 bis 3 Millionen besamte Eier.

Im Sommer kann die Produktion von Jungköniginnen wiederholt erfolgen, so daß mehrere sogenannte Nachschwärme auftreten. Im Spätsommer werden dann die noch vorhandenen Drohnen in der „Drohnenschlacht" von Arbeiterinnen abgestochen und aus dem Stock entfernt.

Das Nest der Honigbienen findet sich ursprünglich in natürlichen Hohlräumen, hohlen Bäumen, Felsspalten und

dergleichen. In der Imkerei werden als Bienenwohnung verschiedene Formen von Beuten verwendet, vom geflochtenen Bienenkorb über Holzkästen bis zu modernen Konstruktionen aus Styropor.

Im Inneren der Beute finden sich die bekannten Waben aus Wachs, das die Arbeiterinnen auf der Ventralseite des Abdomens in Wachsdrüsen produzieren. Das Material wird mittels der Mandibeln unter Beimengung eines emulgierenden Mandibeldrüsensekretes verarbeitet. Die Zellen sind wie bei Wespen zu hexagonalen Waben gefügt, allerdings hängen die Wabenplatten senkrecht, und Zellen werden nach beiden Seiten gebaut. Damit wird Raum und, durch den gemeinsamen Boden der Zellen beider Seiten, Material gespart.

Kittharz oder Propolis ist ein zusätzliches Baumaterial, das vor allem aus Baumharz und Wachs besteht. Es wird besonders zum Abdichten von Fugen in der Beute eingesetzt. In der Regel sind mehrere Waben parallel zueinander und in festgelegten Abständen angeordnet. Im zentralen Bereich des gesamten Komplexes finden sich die Brutwaben, Zellen, in denen Eier abgelegt und Larven aufgezogen werden. Peripher werden Honig und Pollen gespeichert.

Die Eiablage erfolgt in leere, sorgfältig gereinigte Zellen. Die Larven werden progressiv gefüttert, Arbeiterinnenlarven hauptsächlich mit Pollen und Honig, Königinnenlarven fast ausschließlich mit Sekreten der Hypopharynx- und Mandibeldrüsen. Die Brutpflege ist bei Bienen außergewöhnlich intensiv. So wurde bei kontinuierlicher Beobachtung eine Königinlarve 1600mal gefüttert, eine Arbeiterinnenlarve in den 5,5 Tagen ihrer Entwicklung 1926mal inspiziert und 143mal gefütter (82). Nach etwa 6 Tagen bauen die Arbeiterinnen einen Wachsdeckel über die Zelle, in der sich die Larve verpuppt, nach weiteren 12 Tagen schlüpft die junge Arbeiterin. Ihre Entwicklung, einschließlich Embryonalentwicklung,

dauert somit 22–24 Tage. Eine Königin entsteht innerhalb von nur 16 Tagen.

Auch die sehr komplexen Beziehungen der adulten Bienen untereinander sind sehr gut untersucht. Häufig sind gegenseitige Fütterungen der Arbeiterinnen, von Rüssel zu Rüssel, zu beobachten. Bei einer bestimmten Bienenrasse wurde die Abgabe radioaktiv markierten Honigs aus dem Kropf einer Biene an bis zu 350 Stockgenossinnen innerhalb von 4 Stunden verfolgt (89). Diese intensive Futterweitergabe dient wohl nicht nur der Nahrungsversorgung. Sie scheint mehr oder weniger ritualisiert und steht sicher auch im Dienste der Verteilung von Pheromonen der Königin.

Berühmt wurde die „Bienensprache", die Verständigung über Trachtquellen oder neue Nistplätze durch Tänze verschiedener Form (42) (Kap. 8).

Die Königin nimmt im Bienenstaat eine deutlich sichtbare Sonderstellung ein. Stets ist sie auf der Wabe von einem „Hofstaat" von Arbeiterinnen umgeben, die sie putzen, belecken und füttern. Die Attraktivität der Königin beruht im wesentlichen auf der Ausscheidung der „Königinnensubstanz", der trans-9-Oxodecensäure ($H_3C - CO - (CH_2)_5 - CH = CH - COOH$), aus ihren Mandibeldrüsen. Das Sekret enthält daneben noch etwa 30 weitere Substanzen. Es hemmt u. a. den Bau von Weiselwiegen und die Fertilität von Arbeiterinnen. Auf dem Hochzeitsflug dient es als Sexuallockstoff für die Drohnen (131).

Der Polymorphismus ist bei Apis deutlicher ausgeprägt als bei den Hummeln (Abb. 19). Außer Unterschieden in der Größe von Königin und Arbeiterin sind auch qualitative Unterschiede zu finden. Die Arbeiterin hat kleinere Ovarien mit nur 1–10 Eiröhren gegenüber 160–180 bei der Königin. Wachsdrüsen, Pollenkörbchen und z. B. die Nasanovdrüse am Stachelapparat sind nur bei Arbeiterinnen vorhanden.

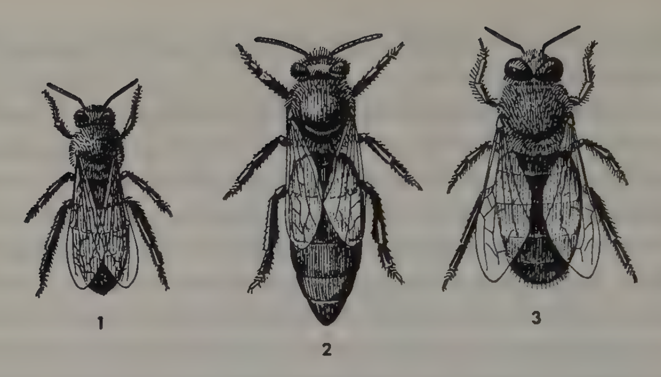



Abb. 19: Polymorphismus der Honigbiene. 1 Arbeiterin, 2 Königin, 3 Männchen (Drohn). Aus Larson und Larson, 1971.

Der Stachel der Königin hat im Gegensatz zu dem der Arbeiterin keine Widerhaken (131). Der beträchtliche Unterschied in der Lebensdauer wurde bereits erwähnt.

Sehr ausgeprägt ist auch der Polyethismus, die Arbeitsteilung, die sich nicht nur auf die Eiablage durch die Königin und Übernahme aller anderen Tätigkeiten durch Arbeiterinnen erstreckt. Altersabhängig betätigen sich Jungarbeiterinnen zunächst für etwa 20 Tage im Innendienst, putzen den Stock, bauen und treiben Brutpflege. Später folgen Orientierungsflüge, Wächterdienste am Flugloch; zuletzt trägt die Arbeiterin als Sammelbiene Pollen und Nektar ein (168).

Die Kastendetermination, die Entscheidung darüber, ob eine Larve sich zur Königin oder Arbeiterin entwickelt, erfolgt durch Nahrungsfaktoren (Kap. 6).

Als soziale Leistungen des Bienenvolkes sind neben dem Wabenbau die Speicherung von Nahrung, Pollen und Honig, zu nennen, einschließlich der komplizierten Honigbereitung, die mit einem enzymatischen Umbau des Zuckers aus Nektar oder Honigtau und einer Entwässerung einhergeht (90). Bemerkenswert ist schließlich die sehr exakte Wärmeregulation

im Stock, die durch Heizung über den Stoffwechsel der Bienen und Kühlung mittels Wassereintragen, Fächeln etc. erfolgt. Im Sommer werden 35 °C mit nur 0,2–0,4 ° Abweichung eingehalten, die Temperaturkonstanz ist damit besser als etwa beim Menschen gewahrt. Im Winter liegt die Temperatur im Inneren der „Wintertraube" bei 30 °C, an der Peripherie werden 8–9 °C nie unterschritten (168).

Eine ähnliche soziale Organisation wie unsere Honigbiene hat die tropische Apis indica (= A. cerana), die in Afghanistan und Indien auch domestiziert wurde. Die Indische Riesenbiene A. dorsata dagegen baut nur eine Wabe, die frei von einem Ast herabhängt, ebenso die Zwergbiene A. florea. Bei Regen bilden diese Bienen einen lebenden Vorhang über beiden Seiten der Wabe. In dieser finden sich im oberen Bereich die Honigzellen, darunter die Brutzellen für Arbeiterinnen und Drohnen sowie, am unteren Rand, die Weiselwiegen.

Zu erwähnen ist hier noch, daß die Honigbiene A. mellifera in Eurasien, Amerika und Afrika in mehreren Rassen gehalten wird, von denen außer der Nominatform A. m. carnica und A. m. ligustica die wohl verbreitetsten sind. Ein besonderes Problem stellt die „Mörderbiene" dar, die aus einer Verkreuzung der südafrikanischen A. m. adansonii mit in Brasilien heimischen Rassen entstand, sehr aggressiv und schwarmlustig ist und nun in verwildertem Zustand in Süd- und Mittelamerika Mensch und Vieh bedroht (85, 118).

Als letzte, wichtige Gruppe der Apidae ist noch die Unterfamilie der tropischen Meliponini, der stachellosen Bienen, zu nennen. Sie leben mit etwa 300 Arten in Südamerika, Afrika, Asien und Australien. Alle sind eusozial. Wie der deutsche Name besagt, haben die Meliponinen den Stachelapparat reduziert. Dennoch sind sie wehrhaft, sie beißen und applizieren dabei ein ätzendes Mandibeldrüsensekret. Die Gattung Trigona ist im tropischen Amerika unter dem Namen

„cagafogos“ bekannt, was mit „Feuerkacker“ recht treffend zu übersetzen wäre (168). Die Völker sind mittelgroß bis sehr groß, manche Arten erreichen bis 100000 Individuen. Oft kommt Polygynie vor.

Wachsdrüsen finden sich bei Arbeiterinnen und ausnahmsweise hier auch bei Männchen auf der Oberseite des Abdomens. Die Nester sind allerdings nur teilweise aus Wachs gebaut. Sie finden sich in Baumhöhlen, Mauerlöchern oder auch im Boden. Im Innern einer lose strukturierten Hülle aus Wachs, Lehm, Mist und sogenanntem Cerumen (= Wachs und Harz, ähnlich Propolis) sind bis hühnereigroße Honigtöpfe und horizontale, nach oben offene Brutwaben angeordnet (Abb. 20). Der Nesteingang wird oft mit einem trichterartigen Kragen umgeben, dessen Außenseite, mit klebrigem Harz bedeckt, räuberische Ameisen fernzuhalten vermag. Die Brut wird nicht progressiv gefüttert. Nach Füllung einer Zelle mit Pollen und Honig legt die Königin ein Ei darauf, die Arbeiterinnen verdeckeln die Zelle und überlassen die Larve sich selbst (Mass-provisioning). In diesem Punkt sind die Meliponinen ursprünglicher organisiert als Hummeln und Honigbienen.

Auch die Kommunikation, die Verständigung über Trachtquellen, scheint einfacher als bei Honigbienen abzulaufen (Kap. 8). Sie umfaßt nur eine Information über den Duft der Futterquelle und eine allgemeine Stimulation zur Suche danach, aber oft keine Richtungsweisung. Gelegentlich wurde Duftmarkierung auf dem Weg zwischen Futterquelle und Nest beobachtet.

Die Kolonien sind ausdauernd, mehrjährig. Die Vermehrung scheint durch Soziotomie, durch Schwarmbildung, zu erfolgen, doch verlassen hier im Gegensatz zur Honigbiene die Jungköniginnen das Nest. Fertile Königinnen sind meist sehr dick, physogastrisch, und damit flugunfähig.

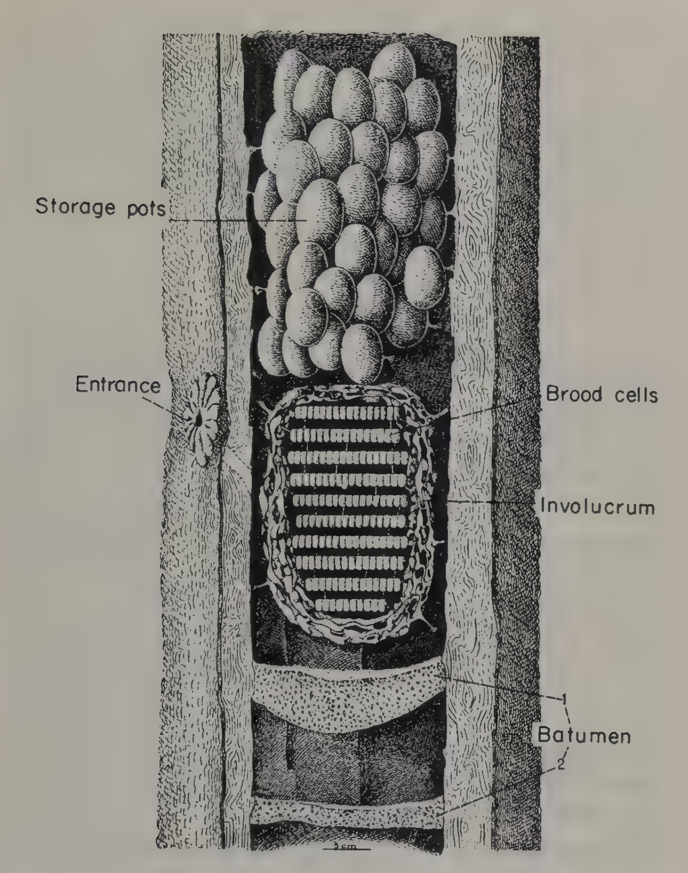



Abb. 20: Nest der stachellosen Biene, Melipona pseudocentris, in einem hohlen Baumstamm. Storage pots: Vorratsbehälter mit Honig oder Pollen, Entrance: Eingangsloch mit einem Kragen aus klebrigen Substanzen, Brood cells: Brutwaben mit nach oben offenen Zellen, umhüllt vom Involucrum, einer Schicht aus Wachs und Propolis, Batumen: Schutzwand aus Propolis, Wachs und anderen Substanzen. Aus: (168).

Der Polymorphismus entspricht in etwa dem der Honigbiene. Die Kastendetermination allerdings weist Besonderheiten auf. Anders als üblicherweise bei sozialen Hymenopteren entscheidet hier nicht allein die Nahrung über das Schicksal einer Larve, sondern es können genetische Mechanismen beteiligt sein (Kap. 6) (118).

### *4.3 Die Ameisen*

Die Familie der Formicidae ist mit etwa 8–10000 Arten die umfangreichste und weitestverbreitete Gruppe sozialer Insekten. Ameisen leben von den Tropen bis über die arktische Waldgrenze hinaus in nahezu allen terrestrischen Biotopen. Williams (167) schätzt die Anzahl aller zu einem beliebigen Zeitpunkt auf der Erde lebenden Insekten auf $10^{18}$ (eine Trillion) Individuen. Die Ameisen stellen davon alleine $10^{15}$ (eine Billiarde). Ihre Hauptvorkommen liegen allerdings in den Tropen. Siedler in Brasilien sollen im 17. Jahrhundert die Ameisen als "King of Brazil" bezeichnet haben, sicher mit Blick auf die Blattschneiderameisen. In Deutschland lebt eine vergleichsweise bescheidene Anzahl von etwa 75 Arten.

Generell sind alle Ameisenarten eusozial, es sind keine präsozialen Formen in der rezenten Fauna bekannt. Entsprechend umstritten ist die Phylogenie der einzelnen Unterfamilien.

Fast alle Arten mit Ausnahme einiger sekundär arbeiterinloser Sozialparasiten (Kap. 10.2) haben eine ungeflügelte Arbeiterinkaste. Die Königinnen sind, ebenfalls mit wenigen Ausnahmen, geflügelt, brechen sich allerdings nach dem Hochzeitsflug die Flügel an präformierten Bruchstellen ab. Auch die Männchen sind in der Regel geflügelt. Sie sind selten sozial engagiert und sterben bald nach dem Hochzeitsflug.

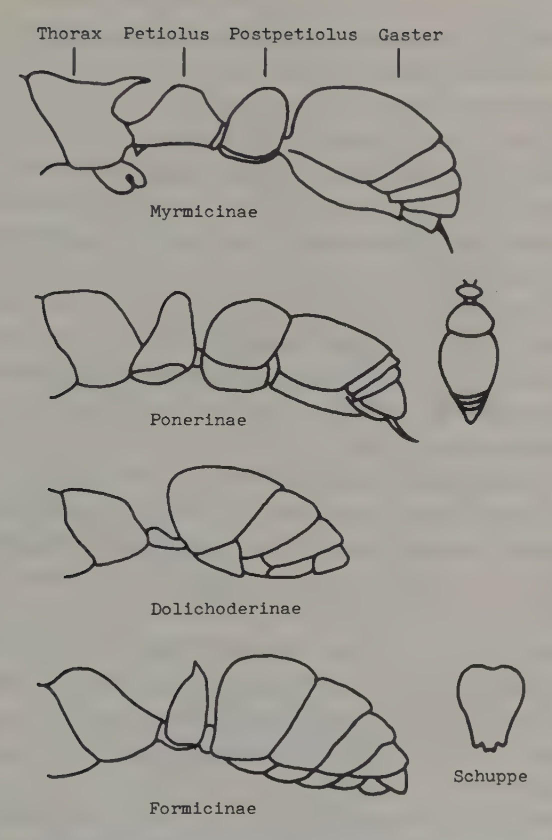



Abb. 21: Hinterleib von Vertretern der vier einheimischen Ameisen-Unterfamilien mit den wichtigsten Unterscheidungsmerkmalen. Das Epinotum (links) liegt dem Thorax auf, es folgen 2 (Myrmicinae) oder ein (übrige Unterfamilien) Stielchenglieder und der Rest des Hinterleibes als Gaster. Myrmicinae und Ponerinae mit Stachel, letztere mit einer Einschnürung zwischen 1. und 2. Gastersegment. Dolichoderinae mit flacher „Schuppe", Formicinae mit aufrecht stehender Schuppe als Petiolus. Die beiden letzteren ohne Wehrstachel.

Das System der Ameisen umfaßt einschließlich der wenigen fossilen Formen heute 12 Unterfamilien. Exemplarisch seien für die vier einheimischen Subfamilien die Unterscheidungsmerkmale dargestellt (Abb. 21).

Für die Unterfamilien der Ponerinae („Urameisen"), vor allem in den Tropen sehr artenreich vertreten, ist die Gliederung des Körpers recht charakteristisch. Das erste Hinterleibsegment liegt, wie allgemein bei den Hymenopteren, dem Thorax als Epinotum auf. Das 2. Hinterleibssegment bildet einen durch 2 tiefe Einschnürungen abgesetzten Petiolus oder Knoten. Das 3. Hinterleibsglied ist vom Rest der „Gaster" nochmals durch eine flachere Furche abgesetzt. Schließlich sind Ponerinen durch einen wohlentwickelten Wehrstachel gekennzeichnet.

Die Myrmicinae, Knotenameisen, besitzen ebenfalls meist funktionstüchtige Wehrstachel. Außerdem besteht der Hinterleibsstiel aus zwei knotenförmigen Gliedern, Petiolus und Postpetiolus (= Segment 2 und 3 des ursprünglichen Abdomens).

Dolichoderinae, Drüsenameisen, haben den Stachelapparat reduziert. Sie verwenden Sekrete einer eigenen Analdrüse als Abwehrwaffe. Das Stielchen besteht aus einer niedrigen oder schräg nach vorn geneigten Schuppe (= 2. Abdominalsegment).

Formicinae, Schuppenameisen, schließlich haben ebenfalls den Wehrstachel reduziert. Sie verteidigen sich oft mittels Ameisensäure, die in der Giftdrüse produziert und zuweilen dem Gegner auf Entfernung entgegengespritzt wird. Das Stielchen besteht aus einer senkrecht stehenden, flachen Schuppe.

Ähnlich sind die für andere Unterfamilien charakteristischen Merkmalskombinationen.

Der Nestbau der Ameisen ist nun entsprechend der Viel-

zahl der Arten und Lebensformen äußerst vielfältig. Grundsätzlich finden sich jedoch niemals Waben oder Zellen, wie sie für alle sonstigen sozialen Hymenopteren typisch sind. An ihre Stelle treten Gangsysteme und Kammern unterschiedlicher Größe und Nutzung. Die Nester wirken damit zwar weniger geordnet, doch bieten sie den Vorteil, daß die Brutstadien innerhalb des Nestbaues jeweils in die klimatisch günstigen Zonen transportiert werden können.

Ameisennester finden sich im Erdboden (einheimische Lasius- und Myrmica-Arten), wobei das ausgeräumte Material als Erdhügel aufgetürmt werden kann (Abb. 22), in lebendem oder totem Holz (Camponotus, Leptothorax, Abb. 23), zwischen oder unter Steinen (Lasius, Plagiolepis, Leptothorax) sowie in Hügelbauten aus pflanzlichem Material (Formica, Abb. 24). Als Besonderheiten sind die Nester tropischer Arten in speziellen Ameisenpflanzen zu erwähnen (163, 168). Weberameisen (Oecophylla) spinnen mittels des Seidensekretes ihrer Larven Blattbüschel zu Nestern zusammen (43). Schließlich haben die Heeres- oder Wanderameisen (Ecition, Dorylus) der Tropen überhaupt keine dauerhaften Nester. Sie bilden unter Umständen täglich an einem neuen Ort ein „Biwak" aus lebenden Ameisen, in dessen Innerem Königin und Brut geborgen sind (Abb. 25) (141). Das Bauverhalten ist zumeist einfacher als das von Bienen oder Wespen. Entweder wird nur das Substrat, Holz oder Erde, ausgehöhlt, oder es wird eine gemischte Bauweise betrieben, bei der mit dem ausgeräumten Material von Kammern durchsetzte Hügel aufgetürmt werden. Waldameisen (Formica) tragen zudem aus der Nestumgebung Koniferennadeln und andere Pflanzenteile zusammen, so daß über dem ausgehöhlten Boden bzw. einem zentralen Baumstubben (Abb. 24) der charakteristische, bis zu 2 m hohe Nesthügel entsteht.



Abb. 22: Erdnest der Ameise Lasius niger. Aus: (43).

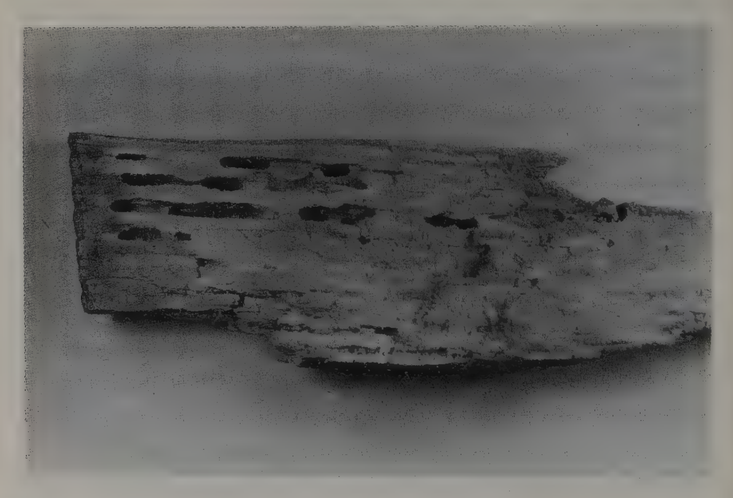


Abb. 23: Holznest der Schmalbrustameise, Leptothorax acervorum. Die Kammern sind in einen morschen Kiefernstubben genagt. Länge ca. 10 cm.




Abb. 24: Schnitt durch ein Nest der Kleinen Waldameise, Formica polyctena, mit zentralem Baumstubben, Bodenbereich (3), Sandauswurf (2) und aufgeschüttetem Hügel. Darin die Brutstadien. Aus: (43).

Kartonnester baut die Holzameise Lasius fuliginosus. Sie verklebt dazu Holzmehl mit Honigtau (112).

Außer dem eigentlichen Nest finden sich bei manchen Ameisenarten noch Nebenbauten, so bei Blattlauszüchtern Pavillons, meist aus Erde, in denen die Aphiden etwas geschützt betreut werden können (43).

Blatt-, Rinden-, Wurzel- und Schildläuse sowie Zikaden saugen pflanzliche Säfte, zumeist Phloemsaft aus den Leitgeweben. Sie verwerten selbst hauptsächlich die darin gelösten

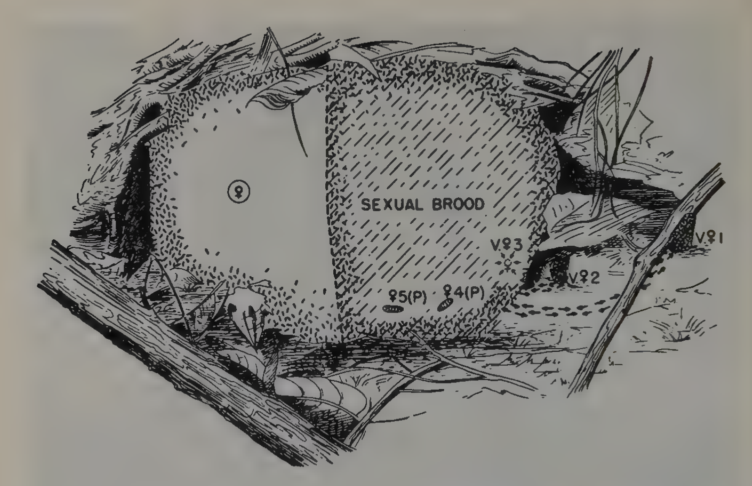



Abb. 25: Biwak einer Heeresameise, Eciton hamatum, kurz vor einer Kolonieteilung. Links nur Arbeiterinnen und die alte Königin (♀), rechts die Geschlechtstierbrut (sexual brood, fast ausschließlich Männchen) V♀1 und 2: Unbegattete Jungköniginnen lösen sich mit einem Teil der Arbeiterinnen vom Muttervolk, V ♀3 noch im Biwak, ♀4 und ♀5 im Puppenstadium. Aus: (168).

Aminosäuren und Proteine und geben überschüssigen Zukker und Wasser als Honigtau über den After ab. Dieser Honigtau stellt eine der wichtigsten Kohlenhydratquellen für Ameisen dar. Waldameisen oder Lasius-Arten leben daher in „Trophobiose“ mit verschiedenen Aphiden, d. h., sie betreuen diese, bewachen sie gegen Räuber und Parasiten und nehmen den reichlich produzierten Honigtau ab. Lasius-Arten sammeln im Herbst die Blattlauseier ein, pflegen sie über den Winter und tragen die jungen Blattläuse im Frühjahr zu ihren Wirtspflanzen (163) (Kap. 11).

Die meisten Ameisenarten sind Gemischtköstler, die neben Honigtau in reichem Maße auch tierische Beute eintragen. Spezialisierte Samenfresser sind die Ernteameisen (Mes-

sor, Pheidole), die in Getreideanbaugebieten durchaus schädlich werden können.

Diebsameisen der Gattungen Carebara oder Diplorhoptrum stehlen zu Nahrungszwecken Termiten oder anderen Ameisenarten die Brut. Reine Räuber sind die tropischen Heeresameisen sowie viele Ponerinen, die sich zum Teil extrem auf bestimmte Beutetiergruppen, etwa Springschwänze (Collembola) oder Tausendfüßler, spezialisiert haben.

Die wohl komplizierteste Ernährungsform haben die neotropischen Blattschneiderameisen (Atta, Acromyrmex) entwickelt. Sie schneiden Laub, tragen es in ihre Nester, zerkauen es sehr fein und fügen dieses Material in ihre Pilzgärten ein, etwa badeschwammartig strukturierte Gebilde, die in zum Teil riesigen Kammern im Boden kultiviert werden. Das Pilzmyzel durchwuchert das Pflanzenmaterial und bildet an den Enden der Hyphen Anschwellungen, sogenannte Gongylidia, Ambrosiakörperchen oder „Kohlrabi". Diese proteinreichen Gebilde dienen den Ameisen und ihrer Brut als Nahrung.

Man nahm früher an, der Pilz sei ein Basidiomyzet, ein Hutpilz etwa von dem Aussehen unseres Parasol. Neuere Arbeiten (99) stellen den Blattschneiderpilz zu den Ascomyceten, in die Nähe der Schimmelpilze, doch wird dies nicht generell akzeptiert (143). Interessant ist die Pflege und Wachstumssteuerung des Pilzes durch die Ameisen.

Jungköniginnen nehmen eine winzige Menge des Myzels in der Infrabuccaltasche (im Mundbereich) mit auf den Hochzeitsflug. Während der Koloniegründung in einer Höhlung im Boden pflegt die Königin allein das Myzel und düngt es mit ihren Fäkalien. Auch die Arbeiterinnen düngen stets neu eingebrachtes Blattmaterial mit Kot, der unter anderem Allantoin, Ammoniak, Aminosäuren, $\alpha$-Amylase, Chitinase und Proteinasen enthält. Dies sind teilweise Enzyme, die der

Pilz selbst in stark wachsenden Bereichen erzeugt. Sie werden von den Ameisen mit der Nahrung aufgenommen, sollen den Darmtrakt fast unverändert passieren und werden dann dorthin verbracht, wo in der neuen Blattmasse das Myzel noch schwach ist. Damit wird das Pilzwachstum gefördert. Andererseits steuern die Ameisen mit Sekreten ihrer Metathorakaldrüse das Wachstum vielleicht besonders von „Unkrautpilzen“: Das Sekret enthält die antibiotisch wirksame Phenylessigsäure, sowie D-β-Hydroxydecansäure („Myrmicacin“), ein Insekten-Herbizid (138). Mit dieser Symbiose zwischen Ameise und Pilz werden jedenfalls die riesigen Zellulosevorräte der tropischen Wälder erschlossen, es handelt sich um ein ähnliches Prinzip wie bei Wiederkäuern, deren symbiontische Ciliaten im Pansen ebenfalls die Zellulose der Pflanzennahrung verarbeiten.

Da sich bei Blattschneiderameisen jedes Individuum im Nest selbst mit Pilznahrung versorgen kann, fehlt hier eine Trophallaxis. Gegenseitige Fütterung von Mund zu Mund ist jedoch bei den meisten Ameisenarten verbreitet und dient, wie bei Honigbienen, einer raschen Futterverteilung im Volk. Bei einigen Arten (Dolichoderus, 149) wurde neben stomodaealer auch proctodaeale Futterweitergabe, Abgabe von Nährsubstanzen über den After, beobachtet.

Die Larven werden stets progressiv gefüttert. Sie erhalten sowohl Kropfnahrung als auch Drüsensekrete und feste Fleischpartikel. Bei Aphaenogaster (Abb. 26), Myrmica und einigen Ponerinen werden auch Larven an größere Beutestücke angesetzt, an denen sie dann selbständig fressen. An weiteren interindividuellen Beziehungen sind gegenseitiges Putzen, Belecken, Umhertragen der Adulten zu nennen. Sie fallen zumeist in den Bereich der Kommunikation und sollen daher in Kap. 8 ausführlicher dargestellt werden.

Ameisen bilden in der Regel mehrjährige Sozietäten. Die

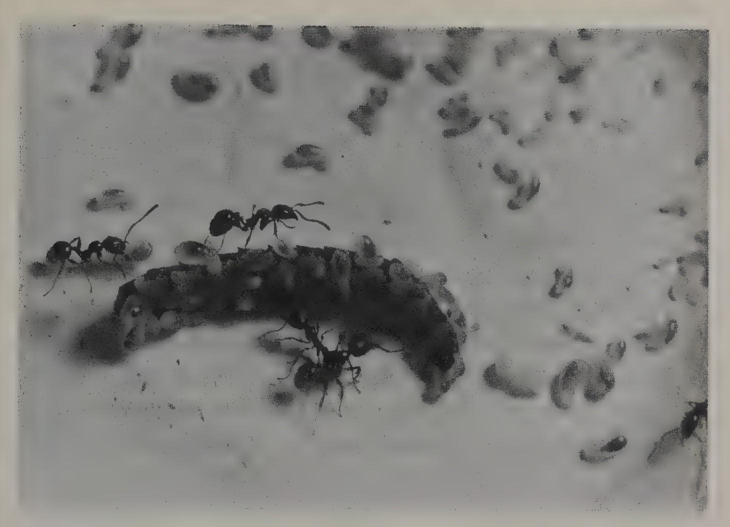


Abb. 26: Ameisen der Art Aphaenogaster subterranea haben Larven an einen aufgeschnittenen Mehlwurm gelegt. Sie fressen dort selbständig.

Lebensdauer der einzelnen Tiere kann recht hoch sein. Eine Königin von Lasius niger überlebte in Gefangenschaft 28 3/4 Jahre. Arbeiterinnen von Camponotus wurden 5–7 Jahre am Leben gehalten. Einzelne Waldameisenvölker sind über 80 Jahre an derselben Stelle beobachtet worden. Mit Golddrahtringen um den Petiolus markierte Formica-Königinnen wurden nach 10–20 Jahren im Nest noch lebend angetroffen.

Im krassen Gegensatz dazu steht allerdings die Pharaoameise (Monomorium pharaonis), deren Königinnen nur 3–4 Monate alt werden, die Arbeiterinnen 6–8 Wochen. Innerhalb der 3–4 Monate erzeugt ein Volk mehrere Arbeiterinbruten, dann eine Geschlechtstierbrut. Die alten Königinnen sterben und werden von Jungköniginnen ersetzt (23, 128).

Die Überwinterung der Ameisen in den Mittelbreiten kann mit oder ohne Brut erfolgen. Dies hängt unter anderem auch

von der Entwicklungsdauer der Larven ab. Bei Waldameisen beträgt sie etwa 4 Wochen. Die Larven vieler anderer Arten überwintern zumindest teilweise (Myrmica, Lasius, Camponotus) und weisen damit eine Entwicklungsdauer von mehreren Monaten bis gegen ein Jahr auf (8). Die Larven mancher Leptothorax-Arten verpuppen sich zum Teil erst nach zwei Überwinterungen, wobei insbesondere Königinlarven eine derart lange Entwicklungszeit benötigen (Kap. 6).

Arbeiterinnen entstehen bei den meisten Arten das ganze Jahr über, mit Ausnahme des Winters. In reifen Sozietäten mit hinreichend großer Arbeiterinnenzahl werden meist im Frühjahr oder Sommer Männchen und Weibchen erzeugt.

Diese geflügelten Geschlechtstiere schwärmen normalerweise zu einem Hochzeitsflug aus, bei dem sich Tiere aus zahlreichen Völkern zum Beispiel an exponierten Punkten in der Landschaft, hohen Bäumen, Kirchtürmen, Berggipfeln etc., treffen. Sie kopulieren im Flug oder auch am Boden. Die Schwärme mancher Arten sind sehr auffällig, so von Lasius niger, deren Geschlechtstiere an meist 2 oder 3 heißen Tagen im Juli wie Rauch über Kirchtürmen aufsteigen können. Die Schwärme anderer Arten sind diffus und verlaufen weniger auffällig. Die Steuerung des Sexualverhaltens durch Pheromone wird in Kap. 8 behandelt.

Die Begattung der Jungköniginnen erfolgt in der Regel nur einmal und meist nur durch ein einziges Männchen, das Sperma wird im Receptaculum seminis über Jahre lebend erhalten. Die Männchen sterben bald nach einem oder mehreren Flugtagen, die Weibchen brechen sich nach der Kopula die Flügel ab und suchen nach einer Möglichkeit zur Gründung eines neuen Staates.

Die Koloniegründung kann nun auf sehr verschiedene Weise erfolgen. Insbesondere ist die selbständige von der abhängigen Gründung zu unterscheiden.

Im Falle der selbständigen Gründung gräbt sich die Jungkönigin ein Versteck im Boden, in morschem Holz oder unter einem Stein. Dort legt sie ihre ersten Eier ab und betreut allein die daraus schlüpfenden Larven, bis diese sich zu Puppen entwickelt haben. Die ersten Arbeiterinnen sind meist sehr klein und werden daher als „Pygmäen" bezeichnet. Während dieser ersten Phase der Koloniegründung kann die Königin gelegentlich die Nestkammer verlassen und auf Nahrungssuche gehen. Dieser ursprüngliche, partiell-klaustrale Typ kommt bei einheimischen Myrmica-Arten und bei australischen Myrmeciinae (Bulldog-Ameisen) vor.

Abgeleitet ist der klaustrale Typ der Koloniegründung, der etwa bei Camponotus- und Lasius-Arten unserer Fauna verwirklicht ist. Die Königinnen verschließen hierbei die Gründungskammer vollständig. Erst die Pygmäen stellen dann wieder den Kontakt zur Außenwelt her. Die ersten Larven der jungen Königin werden von ihr vor allem mit Drüsensekreten sowie mit Eiern gefüttert. In dieser Zeit der Abgeschlossenheit, die bei Camponotus über ein Jahr dauern kann, verbraucht die Königin ihre Fettkörperreserven und baut vor allem die nun überflüssige Flugmuskulatur ab. Die freiwerdenden Substanzen gibt sie in Form von Eiern und Futtersekreten ab (78, 168).

Nachdem dann die ersten Arbeiterinnen den Nesteingang geöffnet haben, tragen sie Futter ein, bauen das Nest aus und sorgen für die Entwicklung von zunehmend mehr Brut. Bis allerdings ein Volk von Lasius niger oder Camponotus ligniperda so weit herangewachsen ist, daß es die nächste Geschlechtstiergeneration erzeugen kann, verstreichen 3–5 Jahre.

Die selbständige Koloniegründung ist somit ein sehr langsamer Vorgang. Andererseits ermöglicht dieses Verfahren eine effektive Fernverbreitung der Art durch die fliegenden

Königinnen und die rasche Besiedlung neu entstandener Biotope. Selbständig gründende Arten sind zudem in der Regel monogyn, haben also nur jeweils eine Königin im Volk.

Die abhängige Koloniegründung kann bei der eigenen Art erfolgen oder aber bei einer fremden, einer Wirtsart. Die zweite Möglichkeit ist typisch für sozialparasitische Ameisen (Kap. 10.2). Im Falle der Gründung bei der eigenen Art finden begattete Jungköniginnen Aufnahme in den Nestern, oder sie werden bereits in ihrem Mutternest begattet und verbleiben dort. Dies führt in der Regel zu Polygynie, zur Koexistenz mehrerer oder vieler Königinnen in einem Nest.

Die Vermehrung der Sozietäten kann dann, ähnlich wie bei Honigbienen, durch „Schwärmen“ oder Soziotomie erfolgen, d. h., ein Teil des Volkes verläßt zusammen mit einigen Königinnen das Nest und begründet ein neues in einigem Abstand.

Bei der nützlichen Kleinen Roten Waldameise (Formica polyctena) kann ein Volk bis zu 5000 Königinnen enthalten. Tochternester werden oft in nur 20–50 m Abstand angelegt. Durch immer wiederholte Soziotomie entstehen „Superkolonien“ oder Kolonieverbände mit Hunderten von Einzelnestern in relativ geringem Abstand voneinander. Da die Tochtervölker meist miteinander und den Muttervölkern in Kontakt verbleiben, oft Futter, Brut, Arbeiterinnen und sogar Königinnen austauschen, werden solche Kolonieverbände auch als polydom oder polycal bezeichnet.

Im Extremfall scheinen keinerlei Abgrenzungen mehr zwischen den Völkern oder Kolonieverbänden einer Art zu bestehen. Dies äußert sich darin, daß etwa experimentell Sozietäten aus weit auseinanderliegenden Populationen vereinigt werden können, ohne daß irgendwelche Feindseligkeiten ausbrechen. Solche Arten (z. B. Monomorium pharaonis) wurden als „unikolonial“ bezeichnet (168), im Gegensatz zur

multikolonialen Organisationsform normaler Ameisenpopulationen.

Monogynie und Polygynie sind bei verschiedenen Ameisenarten im einzelnen unterschiedlich geregelt (13). Bei Formica polyctena ist die Polygynie obligatorisch. Ein Volk mit nur einer Königin würde kaum genügend Arbeiterinnen enthalten, um den für die Geschlechtstieraufzucht erforderlichen Wärmehaushalt (91) aufzubauen.

Eine Temperaturregulation ist allerdings im wesentlichen auf die hügelbauenden Waldameisen beschränkt, die im zeitigen Frühjahr nach einer Sonnungsperiode etwa 28 °C im Nest aufrechterhalten, auch wenn die Nestkuppel nochmals von Schnee bedeckt wird.

Oligogynie wurde bei der Roßameise Camponotus ligniperda beobachtet (60). Hier leben 3–5 fertile Königinnen im weitverzweigten Nest. Sie werden von den Arbeiterinnen geduldet, dürfen sich aber nicht begegnen, da sie sich sonst bekämpfen. Diese Königinnen verhalten sich somit territorial gegeneinander im gemeinsamen Nest. Die Oligynie entsteht bei dieser Art durch Aufnahme von Jungköniginnen, die in der Umgebung eines großen Nestes ihre Kolonien zu gründen versuchen.

Sehr häufig bei Ameisen kommt fakultative Polygynie vor. Die Königinnen sind bei diesen Arten in der Lage, selbständig neue Kolonien zu gründen. Bei hohen Siedlungsdichten können sich Jungköniginnen aber auch bereits etablierten Sozietäten anschließen. So sind bei Leptothorax acervorum nur etwa 30 % der Völker im Freiland monogyn, die restlichen sind polygyn mit weitgehend unkontrollierter Anzahl von Königinnen. Im Extremfall enthielt ein Volk 152 fertile Königinnen und nur 250 Arbeiterinnen (10). In monogynen Völkern derselben Art kommen gewöhnlich 100–200 Arbeiterinnen auf eine Königin.

Gegenüber diesen Formen der Polygynie stehen verschiedene Arten von Monogynie, die sich besonders im Hinblick auf ihre Absicherung gegen zusätzliche Königinnen unterscheiden.

So sind Lasius niger oder Leptothorax unifasciatus obligatorisch monogyn. Stets wird nur eine Königin im Nest geduldet. Kampf- und Regulationsverhalten der Königinnen selbst, der Arbeiterinnen oder beider zusammen sorgen dafür, daß zusätzliche Königinnen, auch etwa im Nest begattete aus dem eigenen Volk, rasch eliminiert werden.

Oft kommt es bei solchen Arten allerdings vor, daß sich in der Koloniegründungsphase mehrere Königinnen zusammenfinden und ihre Brut gemeinsam pflegen (Pleometrose, 2, 156). Meist nach dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen kommt es dann allerdings zu Kämpfen zwischen den Königinnen oder von Arbeiterinnen gegen die überzähligen Königinnen, die schließlich damit enden, daß nur eine im Nest verbleibt.

Interessanterweise entwickelt sich bei verschiedenen Arten (Lasius niger, 121, Myrmecocystus mimicus, 2) noch vor Ausbruch der Kämpfe unter den Königinnen eine Rangordnung, wobei das dominierende Tier bevorzugt bei der gemeinsamen Brut sitzt. Meist übersteht dieses Weibchen die Regulationskämpfe und verbleibt nach Eliminierung der übrigen Königinnen allein im dann monogynen Volk.

Funktionelle Monogynie wie bei Feldwespen der Gattung Polistes (s. d.) wurde bisher bei nur wenigen Ameisenarten festgestellt (Leptothorax gredleri, L. provancheri, Formicoxenus, 10, 18, 20, 24, Solenopsis invicta, 151). Sie beschränkt sich hier, anders als bei Polistes, allerdings nicht nur auf die Phase der Koloniegründung. In Nestern der genannten Arten findet man neben stets einer voll fertilen Königin sehr oft einige begattete, potentiell fertile Weibchen. Anders als bei

polygynen Arten werden diese jedoch nicht fertil. Ihre Ovariolen bleiben klein. Nur wenn die fertile Königin entfernt wird, kann eines dieser „Reserveweibchen“ ihre Stelle einnehmen. Bei der Gastameise Formicoxenus nitidulus finden sich gelegentlich 20–30 Nestchen verteilt im Hügelnest einer Waldameisenart (Formica). Jedes Formicoxenus-Volk beherbergt eine fertile Königin, dazu bis 100 Arbeiterinnen und zwischen 0 und 40 begattete, aber sterile Weibchen. Die Gesamtpopulation der Gastameisen in einem Formica-Nest setzt sich damit aus etwa 2 % fertilen Königinnen, 20 % potentiell fertilen Weibchen und 78 % echten Arbeiterinnen zusammen. Über die Mechanismen, die bei den Reserveköniginnen die Entwicklung der Fertilität verhindern, ist nichts bekannt.

Die Problematik von Mono- und Polygynie scheint insgesamt noch wenig verstanden. Aus der Verwandtschaftsselektions-Theorie (Kap. 9) läßt sich ableiten, daß Polygynie an sich unwahrscheinlich ist und dementsprechend selten vorkommen sollte (168). Die Untersuchung einer Auswahl von hinreichend gut bekannten Ameisenarten hat jedoch gezeigt, daß nahezu die Hälfte Polygynie in irgendeiner Form aufweist (13). Ökologische Bedingungen, unter denen eine Selektion zugunsten der Polygynie erwartet werden kann, werden bei Hölldobler und Wilson (70) diskutiert.

Die Größe der Sozietäten als weiteres Kriterium der sozialen Organisation variiert bei Ameisen ebenfalls beträchtlich. Bei einheimischen Ponera-Arten, Leptothorax oder Myrmecina, besteht ein Volk oft aus weniger als einhundert oder bis etwa 400 adulten Individuen. Lasius-niger-Völker können 20000 bis 40000 Arbeiterinnen umfassen, Formica-Arten, besonders die polygynen, erreichen Volksstärken von mehreren 100000 bis nahe 1 Million. Wanderameisen der Gattung Dorylus aus dem Kongogebiet haben Völker mit bis 22 Millionen Individuen. Die einzige Königin wird in diesem Fall

allerdings mehrfach im Jahr begattet. Kolonieverbände von Waldameisen, deren Einzelnester ja in Verbindung stehen und deren Bewohner als Angehörige jeweils einer polydomen Riesensozietät betrachtet werden können, erreichen damit die höchsten Individuenzahlen. Kolonieverbände können mehrere hundert, ja tausend Nester mit jeweils einigen hunderttausend Individuen umfassen. Aus Sibirien wird ein Fall berichtet, wo eine Formica-Art mit 180 Nestern/ha oder 4200 Ameisen/qm siedelt. Im Schweizer Jura existiert eine Superkolonie von Formica lugubris mit 1200 Nestern auf 70 ha. Die Nester sind mit einem Straßennetz von 100 km Länge verbunden (31). Formica yessensis bildet auf der japanischen Insel Hokkaido einen Kolonieverband mit 45000 Nestern, die auf 2,7 qkm verteilt sind (59).

Die Tatsache, daß gerade die polygynen und polydomen Waldameisenarten sich Artgenossen gegenüber so friedlich verhalten, ist eine der wesentlichen Grundlagen für ihren Einsatz im biologischen Forstschutz (Kap. 11).

Ein weiterer, wichtiger Aspekt der Soziobiologie der Ameisen ist ihr Polymorphismus im weiblichen Geschlecht. Die Unterschiede zwischen Königinnen und Arbeiterinnen, oder auch zwischen Unterkasten innerhalb der Arbeiterinnen, übertreffen bei weitem die bei Wespen und Bienen. Die Arbeiterinkaste kann fließende Übergänge zwischen kleinsten und größten Individuen aufweisen, oder auch qualitative Unterschiede, wenn etwa Soldaten als distinkte Unterkaste vorliegen.

So sind Königin und Arbeiterin bei Leptothorax acervorum in der Größe kaum wesentlich verschieden (Abb. 27). Wohl aber sind auch in diesem Fall bei der Königin die einzelnen Skelettelemente, Sklerite, des Thorax erkennbar und durch Nähte deutlich voneinander abgesetzt. Bei der Arbeiterin dagegen sind alle Sklerite dorsal und seitlich zu einem



Abb. 27: Polymorphismus bei der Ameise Leptothorax acervorum. In der Mitte eine Königin mit etwas breiterem, dunklem Thorax. Die Arbeiterinnen sind kaum kleiner.

festen Rohr verwachsen, an Stelle der Nähte sind allenfalls seichte Furchen zu erkennen. Zusammen mit dem Fehlen der Flügel ist dieser vereinfachte Thoraxbau bei Arbeiterinnen ein sehr wesentlicher qualitativer Unterschied zur Königin. Bei Wespen und Bienen mit ihren geflügelten Arbeiterinnen gibt es dazu kein Gegenstück.

Eine mittlere Stellung im Größenpolymorphismus nimmt die Pharaoameise ein. Die Königinnen sind relativ groß, die Arbeiterinnen deutlich kleiner und monomorph, d. h. alle etwa von gleicher Größe (Abb. 28).

Als Beispiel für einen extremen Dimorphismus sei die tropische Carebara vidua genannt (Abb. 29), die als Diebsameise in Termitennestern lebt. Die Königin nimmt einige



Abb. 28: Polymorphismus bei der Pharaoameise, Monomorium pharaonis. Die Königin ist viel größer als die Arbeiterinnen.

der winzigen Arbeiterinnen auf ihren Hochzeitsflug mit. Sie klammern sich an den Beinen der Jungkönigin fest und sollen ihr nach dem Flug bei der Koloniegründung helfen (165).

Eine polymorphe Arbeiterinkaste mit fließenden Übergängen von kleinsten zu sehr großen Individuen gibt es z. B. bei Blattschneiderameisen (Atta) oder bei Pheidole instabilis. In der Gattung Dorylus, die zu den Heeresameisen zählt, finden sich ähnliche Verhältnisse, doch haben die kleineren Arbeiterinnen auch eine geringere Fühlergliederzahl als die großen (Abb. 30).

Außer solchem fließenden Polymorphismus kommt bei anderen Arten auch scharfe Trennung zwischen distinkten Unterkasten vor, insbesondere wenn morphologisch spezialisierte Soldaten neben normalen Arbeiterinnen entwickelt



Abb. 29: Extremer Dimorphismus bei der Diebsameise Carebara vidua. Zwei winzige Arbeiterinnen haben sich an die Beine der Jungkönigin geklammert, die sie mit auf den Hochzeitsflug nimmt. Aus: (165).

werden. Soldaten sind meist durch vergrößerte Köpfe und Mandibeln gekennzeichnet. Sie dienen speziell der Verteidigung, werden aber auch benötigt, um etwa größere Insektenbeute zu zerschneiden oder, bei Ernteameisen, um hartschalige Samen zu knacken (163).

Bei der einheimischen Colobopsis truncatus und einigen exotischen Arten sind die Soldaten mit vorn abgeflachten, eigenartig stöpselförmigen Köpfen ausgestattet. Sie verschließen damit die Nesteingänge (Abb. 31).

Neben derartigem morphologisch sichtbaren Polymorphismus kommt natürlich ein physiologischer Polyethismus vor. So wurden bei Waldameisen, ähnlich wie bei der Honigbiene, altersabhängige Tätigkeitsunterschiede festgestellt. Jungarbeiterinnen sind zunächst im Innendienst mit Brut-

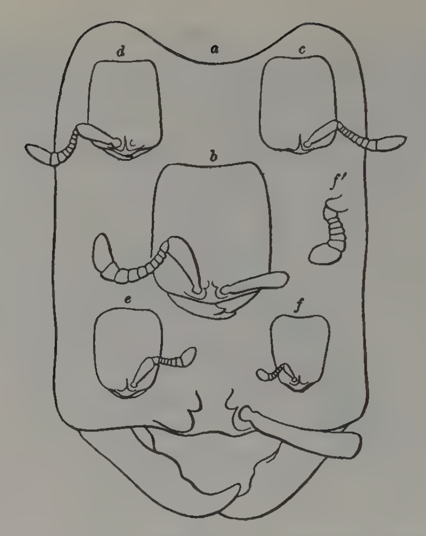



Abb. 30: Polymorphismus bei Arbeiterinnen von Dorylus affinis. a: Kopf eines Soldaten von 11 mm Länge, b: große Arbeiterin, 5 mm, c, d: Kleinarbeiterinnen mit 11 bzw. 10 Antennengliedern, e, f: mit 9 bzw. 8 Antennengliedern, f': Antenne der letzteren vergrößert. Aus: (163).

pflege, Nestbau u. a. beschäftigt, erst später laufen sie aus dem Nest zur Futtersuche. Entsprechend sind bei Jungarbeiterinnen bestimmte Drüsen stärker entwickelt, die Futtersekrete für die Brut liefern.

Ein weiteres Beispiel für arbeitsteilige Spezialisierung ohne morphologische Präadaptation bieten die in Trockengebieten lebenden Honigameisen (Myrmecocystus, Abb. 32). Sie überbrücken die Trockenzeit, in der sie keinen Honigtau von Pflanzenläusen sammeln können, indem einzelne Arbeiterinnen als lebende Honigtauspeicher, als Repleten oder Honigtöpfe, verwendet werden. Sie hängen an der Decke der Nestkammern und werden mit so viel Nahrung versorgt, daß ihr Hinterleib mit dem angefüllten Kropf auf die Größe einer



Abb. 31: Soldaten mit „Stöpselkopf“ der Ameise Colobopsis truncatus im Nesteingang, rechts im Schnitt, links von außen gesehen.



Abb. 32: „Honigtöpfe“ der Honigameise, Myrmecocystus hortideorum. Die Spangen auf der mit Honigtau prall gefüllten Gaster sind die Sklerite, dazwischen straff gedehnte Intersegmentalhäute. Aus: (163).

Erbse oder noch mehr anschwillt. In Notzeiten würgen sie diese Nahrung wieder hervor und geben sie an andere Arbeiterinnen ab.

Weitere Besonderheiten bei einzelnen Ameisengruppen werden in den folgenden Kapiteln behandelt.

## 5. DIE TERMITEN

Unter den sozialen Insekten stellt die Ordnung der Isoptera, der Termiten, die einzige Gruppe außerhalb der Hymenoptera dar, in der eusoziales Verhalten auftritt. Die Staatenbildung ist hier offenbar, anders als bei Hymenopteren, nur einmal, monophyletisch, entstanden. Stammesgeschichtlich ist das Sozialleben bei Termiten früher als bei Hautflüglern aufgetreten (168). Alle heute lebenden ca. 2000 Arten sind eusozial.

Wichtige Merkmale im Körperbau sind die 2 Paar untereinander gleichartigen Flügel, auf die sich der Name Isoptera bezieht. Sie werden nur bei den männlichen und weiblichen Geschlechtstieren, also Königen und Königinnen, angelegt. Nach dem Hochzeitsflug werfen beide Geschlechter stets die Flügel ab.

Der Körperbau ist ansonsten recht ursprünglich. Die nahe Verwandtschaft zur Ordnung der Blattodea, Schaben, wird durch die kauenden Mundwerkzeuge und die Cerci, gegliederte Anhänge am Hinterende, belegt. Eine ursprüngliche Termitenart, Mastotermes darwiniensis aus dem tropischen Australien, legt ihre Eier noch in Paketen ab, wie dies für die Schaben charakteristisch ist.

Als weiteres allgemeines Kennzeichen der Termiten sind die untereinander gleichartigen Thoraxsegmente zu nennen. Anders als bei Schaben ist das erste nicht zu einem Halsschild verbreitert. Die Pigmentierung der Cuticula ist in der Regel nur bei Geschlechtstieren ausgeprägt, die meist unterirdisch lebenden Arbeiter sind fast immer weiß und nur schwach chi-

tinisiert. Stark entwickelt sind fast stets die Mandibeln. Die Augen sind bei Arbeitern meist reduziert, oft fehlen sie völlig. Bei Geschlechtstieren degenerieren sie nach dem Hochzeitsflug, wenn die Tiere zum unterirdischen Leben übergehen.

Biologisch wichtige exokrine Drüsen finden sich in Form einer Frontaldrüse am Oberkopf und als intersegmentale Hautdrüsen auf Unter- und Oberseite des Abdomens.

Der Verdauungstrakt (Abb. 33) besteht aus einem langgestreckten Kropf mit anschließendem Kaumagen wie bei Schaben. Es folgt ein kurzer, entodermaler Mitteldarm und der wieder ektodermale Enddarm. Er bildet oft eine umfangreiche Gärkammer, in der symbiontische Einzeller (Flagellaten) und Bakterien die häufig aufgenommene Holznahrung verarbeiten (92). Der Inhalt der Gärkammer wird entweder gelegentlich in den Mitteldarm zurückgepumpt und dort verdaut oder über anale Futterweitergabe an Nestgenossen weitergeleitet. Zum Teil werden die von den Symbionten gelieferten Nahrungssubstanzen auch direkt aus der Gärkammer resorbiert trotz deren dünner Chitinauskleidung.

Für die soziale Organisation sind zwei Fakten von besonderer Bedeutung: Zum einen haben Termiten eine hemimetabole Entwicklung, so daß die Larven weit weniger auf Pflege und Fütterung durch die Adulten angewiesen sind als die der Hautflügler, zum anderen sind bei Termiten beide Geschlechter sozial und entsprechend in Kasten differenziert. Es gibt somit ein Königspaar und männliche wie weibliche Arbeiter und Soldaten.

Das System der Termiten umfaßt 6 Familien, die in einer kurzen Übersicht vorgestellt werden sollen.

Die 1. Familie, Mastotermitidae, enthält nur eine nordaustralische Art, Mastotermes darwiniensis, deren Eiablage in Form von Paketen bereits erwähnt wurde. Da sie nahezu alle

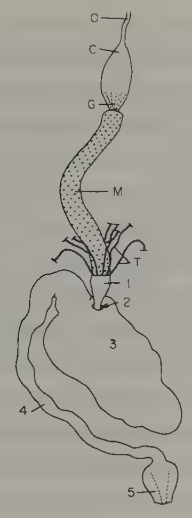



Abb. 33: Termitendarm. O: Oesophagus, C: Kropf, G: Kaumagen, M: Mitteldarm, T: Malpighi-Gefäße, 1–5 Enddarm mit 3 Gärkammer („Pansen"), 4: Colon und 5: Rectum. Aus: (93).

organischen Materialien zerstören kann, ist sie die wirtschaftlich wichtigste Termitenart Australiens. Fossil finden sich mehrere Arten dieser Familie in tertiären Sedimenten auch aus Europa (73).

Die 2. Familie, Kalotermitidae, Holztermiten, umfaßt 330 Arten, die sich alle von Holz ernähren. Eine echte Arbeiterkaste fehlt, sie wird durch sogenannte Pseudergaten repräsentiert. Dies sind Larven, deren Entwicklung auf einem bestimmten Stadium angehalten wird, obwohl sie sich noch weiter häuten. Unter bestimmten Bedingungen kann sich jede Larve auch zum Geschlechtstier weiterentwickeln.

Die 3. Familie, Hodotermitidae, enthält u. a. zwei Reliktgruppen, die Termopsinae und Hodotermitinae, mit je rund 15 Arten. Letztere haben bereits echte Arbeiter, während bei

Termopsinae noch Pseudergaten die Arbeiterfunktionen wahrnehmen. Hodotermitinae sind als „Erntetermiten" bekannt. Sie tragen in Steppengebieten oberirdisch Gras und anderes Pflanzenmaterial ein, die Arbeiter sind daher im Gegensatz zu den meisten anderen Termiten oft dunkel pigmentiert.

Die 4. Familie, Rhinotermitidae, Nasentermiten, umfaßt etwa 170 Arten. Bei ihren Arbeitern, die ebenfalls eine echte Kaste repräsentieren, ein Endstadium der Entwicklung, das sich nicht mehr häutet, ist die Stirndrüse besonders stark entwickelt und mündet, besonders bei Soldaten, auf einem nasenförmigen Fortsatz aus (Abb. 34). Die Königin wird sehr groß und außerordentlich fertil. Entsprechend sind die Sozietäten groß. Sie bauen Nester in der Erde oder auch oberirdisch aus einer Art Holzkartonmasse.

Die 5. Familie, Serritermitidae, wird von nur einer brasilianischen Art repräsentiert. Sie zeichnet sich durch speziell gestaltete, sichelförmige Mandibeln aus.

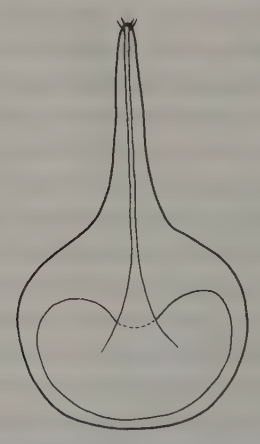


Abb. 34: Kopf eines Nasuti-Soldaten von Trinervitermes trinervis, fast vollständig von der Frontaldrüse ausgefüllt. Aus: (93).

Die 6. Familie, Termitidae, schließlich enthält mit etwa 1500 Arten rund drei Viertel aller bekannten Species. Sie werden als „höhere Termiten" den übrigen 5 Familien gegenübergestellt. Die Nester sind oft sehr groß und teilweise oberirdisch angelegt. Auch bei den Termitidae sind die Stirndrüsen gut entwickelt, die Unterfamilie Nasutitermitinae hat konvergent zu den Rhinotermitidae „Nasensoldaten" entwickelt.

Termitidae sind weiterhin Allesfresser, oder sie haben, wie die Blattschneiderameisen, die Fähigkeit zur Kultur von Pilzgärten entwickelt. Im Gegensatz zu den „niederen Termiten" haben sie nun keine symbiontischen Flagellaten im Enddarm, wohl aber Bakterien und Amöben (Rhizopoda).

Der Nestbau ist bei Termiten entsprechend der Artenzahl recht vielseitig. Wie bei Ameisen finden sich keine Zellen, sondern Kammern und Gänge verschiedener Größe.

Die einfachsten Nester sind sogenannte diffuse Nestanlagen aus dem Substrat, Holz oder Erde, ausgenagte und ausgeräumte Gang- und Kammersysteme. Sie herrschen bei den niederen Termiten vor. So benutzen Kalotermitidae hauptsächlich die bei der Aufnahme von Holz entstehenden Räume als Wohnkammern. Darin laufen Königspaar, Larven und Pseudergaten frei umher. Ähnliches gilt für die Termopsinae und einen Teil der Rhinotermitidae. Gelegentlich werden die Gänge, auch im Erdreich, mit Kot austapeziert.

Konzentrierte Nestanlagen haben die Hodotermitinae, viele Rhinotermitidae und vor allem die Termitidae.

Allgemein sind konzentrierte Nestanlagen durch eine massive, oft zementharte Außenwand mit nur kleinen Eingängen gekennzeichnet. Darunter erstreckt sich eine sogenannte Schutzschicht mit nur flachen Kammern. Weiter im Inneren liegen Wohnkammern für Larven, schwarmbereite Geschlechtstiere, Nahrungsvorräte und bei den höheren Termi-

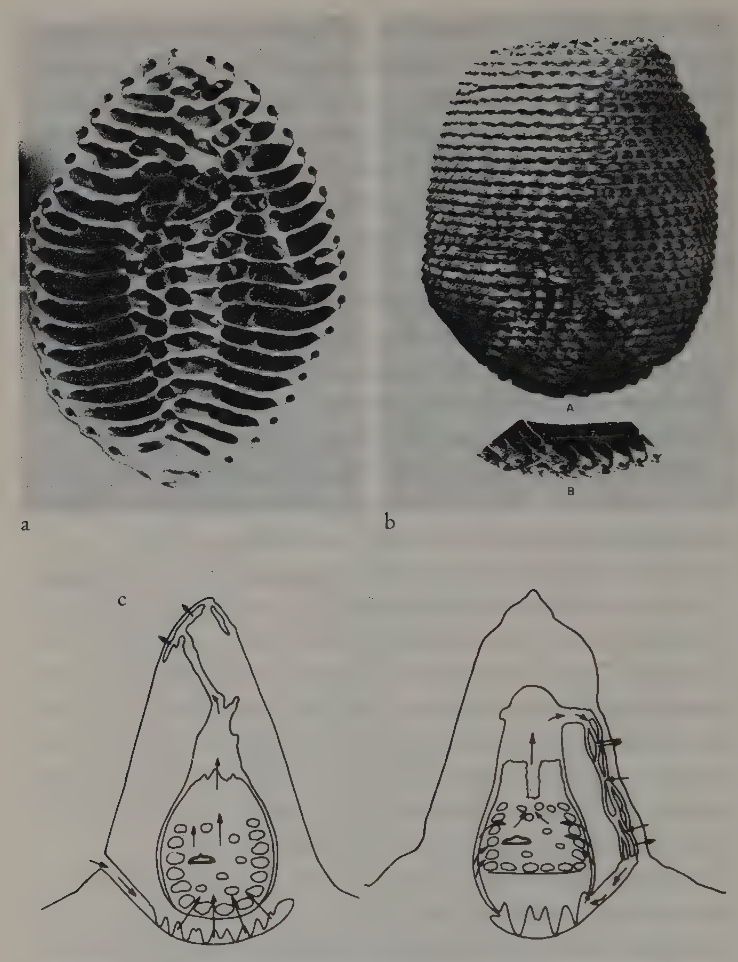



Abb. 35a, b, c: Termitennester. a: Schnitt durch ein Nest von Apicotermes arquieri mit sehr regelmäßiger Innenarchitektur, b: Außenansicht und Schnitt durch die Wand des Nestes von Apicotermes emersoni. c: Schematischer Schnitt durch Nester von Bellicositermes natalensis, links aus Uganda, rechts aus Elfenbeinküste. Die Luftzirkulation im Nest mit Wärme- und Atemgasaustausch ist angedeutet. Aus: (93).

ten auch die Pilzgärten. Zentral sind flache Brutkammern für Eier und Junglarven angeordnet sowie eine „Zelle" mit besonders fester Wand für das Königspaar (Abb. 35).

Manche Arten bauen erstaunlich regelmäßige Nester, die im Boden liegen können oder auch beträchtlich darüber aufragen. So sind von Nasutitermes triodiae Bauten mit 5–6 m Höhe bei 12–15 m Umfang am Grunde bekannt. Hutpilzförmige Nester charakterisieren die Gattung Cubitermes (Termitidae). Die mehrere Meter hohen Hügel von Bellicositermes natalensis sind auf erstaunliche Weise klimatisiert (102). Mit Kohlendioxid angereicherte und durch den Stoffwechsel der Termiten sowie ihrer Pilzgärten erwärmte Luft steigt im Zentrum des Nestes auf und strömt seitlich in ein System peripherer, dicht unter der Oberfläche gelegener Vertikalkanäle. Dort diffundiert das $CO_2$ nach außen, der Gehalt an Kohlendioxid fällt von 2,9 % auf 0,8 %. Auch die Temperatur sinkt von 29,3 °C auf 24,4 °C, die dadurch wieder schwerere Luft strömt im Fuß des Hügels zu einem zentralen Hohlraumsystem unter dem eigentlichen Nest, wo sie wieder aufsteigen kann. Die Außenhaut des Bauwerkes ist durch rippenartige Vorsprünge vergrößert (Abb. 35c).

Ebenfalls der Klimatisierung des Nestes dient wohl die Nord-Süd-Ausrichtung der 3–4 m hohen, brettartig flachen Nester der Kompaßtermite Amitermes meridionalis in Australien. Sie wenden der tiefstehenden Sonne morgens und abends die Breitseite zu, während die heiße Mittagssonne nur den schmalen oberen Rand des Bauwerkes trifft.

Außer Bodennestern sind schließlich noch Baumnester bei verschiedenen Termitenarten bekannt, die alle den Termitidae angehören. Die Nester können in beträchtlicher Höhe liegen, sind jedoch stets mittels bedeckter Galerien auf der Oberfläche des Baumstammes mit dem Boden verbunden (93).

Galerien und Tunnel führen in der Regel auch vom Nest zu den Nahrungsquellen, oft über 100 und mehr Meter. Bis zu 30 m tief in den Boden reichen gelegentlich Gänge zum Grundwasser. Reticulitermes ist in der Lage, röhrenförmige Galerien frei durch den Luftraum zu bauen (43). Die ausgedehnte Anlage von Galerien und Tunnels ist im Zusammenhang mit der dünnen Cuticula der meisten Termiten zu sehen. Sie sind empfindlich gegen Licht, Luftströmungen und Trokkenheit.

Interessant ist das Bauverhalten selbst, insbesondere bei den Arten mit komplizierten konzentrierten Nestern. Als Baumaterial dienen Erde, Holzsplitter und, fast universell verbreitet, Kot. Dabei hat offenbar jedes Tier sozusagen den „Bauplan im Kopf", es gibt weder Architekten noch Bauleiter. Ein bereits erstellter Bauabschnitt ist für die nächste mit Baumaterial ankommende Termite Auslöser für den folgenden Schritt, sie fügt ihr Material sinnrichtig an der passenden Stelle an. Diese Form der Verhaltenssteuerung wird als „Stigmergie" bezeichnet, doch ist letztlich noch wenig über die Koordination der Bautätigkeit bei Termiten bekannt. Neuerdings verdichten sich Hinweise darauf, daß bei der Anlage von Galerien oder der Ausrichtung der Königszelle eine Orientierung nach dem Erdmagnetfeld erfolgt (43).

Die Ernährung ist bei niederen Termiten vom Nestbau nicht völlig zu trennen. Die beim Zernagen von Holz entstehenden Hohlräume werden als Nestkammern benutzt. Holzsplitter, die von Kalotermitiden oder Termopsinen aufgenommen werden, werden dann großenteils von symbiontischen Einzellern, Flagellaten, in der Gärkammer in Nahrungsvakuolen eingeschlossen und dort, zum Teil wieder mit Hilfe von endosymbiontisch in den Flagellaten lebenden Bakterien, verdaut. Im wesentlichen wird dabei die Cellulose aufgeschlossen, nicht das Lignin. Nach neueren Arbeiten (92)

bauen die Symbionten die Cellulose zu $CO_2$, $H_2$ und Acetat ab, wovon die Termiten allein letzteres resorbieren. Bei stickstoffarmer Nahrung sind die Bakterien im Enddarm der Termiten auch zu einer beträchtlichen $N_2$-Fixierung in der Lage, die nicht nur den Termiten, sondern auch den Flagellaten zugute kommt. Nur so ist es erklärbar, daß sich manche Termitenarten von reinem Filterpapier ernähren können.

Die Termitidae haben nun in ihrem Enddarm nur noch Bakterien und Amöben, jedoch keine Flagellaten. Konvergent zu den Blattschneiderameisen haben sie eine Pilzzucht außerhalb des Körpers, in bestimmten Nestkammern entwickelt. Als Substrat für den Pilz dient insbesondere Holz, das bereits einmal den Verdauungstrakt der Termiten passiert hat. Auf diesem Wege wurde bereits ein Teil der Cellulose durch die Bakterien verdaut. Die ligninreichen Fäkalien werden jeweils oben auf dem Pilzgarten deponiert, in den unteren Bereichen weiden die Termiten Myzel und Konidien ab. Die Hauptfunktion des Pilzes scheint der Abbau von Lignin zu sein, doch liefert er wohl auch stickstoffhaltiges Material und möglicherweise Vitamine (93). Besonders gut untersucht sind die Beziehungen zwischen Macrotermitinae und der Pilzgattung Termitomyces. T. letestui, eine von etwa 20 beschriebenen Arten, wächst in der Regenzeit aus den Pilzgärten von Macrotermes aus und bildet an der Oberfläche Fruchtkörper, die unseren Parasolpilzen ähnlich sehen. In weiten Bereichen von Südafrika bis China werden die Termitomyces-Fruchtkörper als Speisepilze geschätzt.

Anders als bei Blattschneiderameisen scheinen bei Termiten allerdings keine spezifischen Übertragungsmechanismen für den Pilz bei der Gründung neuer Nester vorzuliegen. Die Termiten tragen offenbar die Basidiosporen mit dem Holz ein und kultivieren das daraus entstehende Myzel. Speichel-

sekrete sollen das Auftreten von Infektionen fremder Pilzarten in den Pilzgärten hemmen (93).

Sehr vielseitig ist bei Termiten der Polymorphismus entwickelt, insbesondere da beide Geschlechter in Kasten gegliedert sein können.

Bei den niederen Termiten geht die Larvalentwicklung über 6–8 Stadien, von denen die letzten 2–4 bereits Flügelanlagen aufweisen und als „Nymphen" bezeichnet werden. Etwa ab dem 3. Stadium beteiligen sich alle Larven an den Arbeiten im Nest. Ihre weitere Entwicklung wird in der Regel gebremst, so daß sie sich zwar periodisch häuten, aber keine Fortschritte in Richtung adulter Geschlechtstiere machen, d. h., ihre Arbeitergestalt bleibt erhalten. Diese „Pseudergaten" können sich jedoch unter bestimmten Umständen jederzeit in eine andere Kaste, in Soldaten oder Geschlechtstiere, umwandeln.

Bei den höheren Termiten differenzieren sich dagegen schon die Larven im 1. Stadium in eine fortpflanzungsfähige und eine sterile Linie. Im 2. Stadium der letzteren sind bereits kleine und große Larven zu unterscheiden, die sich nach weiteren Häutungen zu kleinen und großen Arbeitern oder Soldaten entwickeln. Sie stellen Endstadien dar, die sich auch nicht weiter häuten.

Soldaten stellen auch bei den niederen Termiten Endstadien dar. Sie können im allgemeinen nicht selbständig fressen und müssen gefüttert werden. An ihre Funktion sind sie in sehr verschiedener Weise angepaßt. So gibt es Soldaten mit sehr großen Köpfen und mächtigen Mandibeln. Oft geben sie beim Biß gleichzeitig Stirndrüsensekret in die Wunde ab. Manche Arten haben asymmetrische Mandibeln, die, unter Muskelspannung gesetzt, sich schlagartig kreuzen und den Gegner dabei zerschmettern (Abb. 36). Bei Rhinotermitidae und Nasutitermitinae treten die Mandibeln als Waffe zurück.

Ihre Funktion übernehmen Sekrete der Stirndrüse, die bei den Soldaten der Rhinotermitidae über extrem verlängerte Stirnfortsätze abgegeben werden. Die Sekrete verkleben den Gegner, gelegentlich werden sie ihm sogar entgegengespritzt. Als Feinde dieser Termiten sind besonders Ameisen von Bedeutung.

Bei Cryptotermes schließlich kommen, wie bei manchen Ameisen, Soldaten mit breitem, hartem Kopfschild vor, die damit Nesteingänge verschließen (Phragmosis). Allgemein ist die Aufgabe der Soldaten die Abwehr potentieller Feinde bei nahezu allen Tätigkeiten der Termiten. Sie stehen neben Baustellen, wenn ein Loch im Nest repariert wird oder bei der Anlage neuer Tunnels, sie säumen die Straßen der oberirdisch laufenden Erntetermiten, und bei der sogenannten Kottermite, Eutermes monoceros, die ihren Kot in Form langer, von Ästen herabhängender Zapfen absetzt, stehen Soldaten an den Ausgängen am Rande dieser Zapfen: „Die Soldaten dienen wohl dazu, die heraustretenden Arbeiter zu schützen und dafür zu sorgen, daß sie möglichst ungestört ihre Notdurft verrichten können. Wir können ihnen deshalb den Rang und Titel von Abtrittswächtern zuerkennen", schreibt Maidl (106).

Bei Verlust der primären Geschlechtstiere bilden die niederen Termiten Ersatzgeschlechtstiere aus, ungeflügelte, nicht so stark wie die normalen Geschlechtstiere pigmentierte, fertile Männchen und Weibchen. Sie entstehen aus jüngeren Larven, verbleiben im Nest und kommen meist in größerer Zahl vor. Ähnlich wie bei der Monogyniesicherung der Ameisen wird ihre Zahl allerdings oft wieder auf ein Paar reduziert.

Die eigentlichen, geflügelten Geschlechtstiere, die nur in entsprechend großen Völkern heranwachsen, müssen den Bau zu einem Hochzeitsflug verlassen. Dies erfolgt, wie bei den Ameisen, oft an einem bestimmten Schwarmtag, an dem

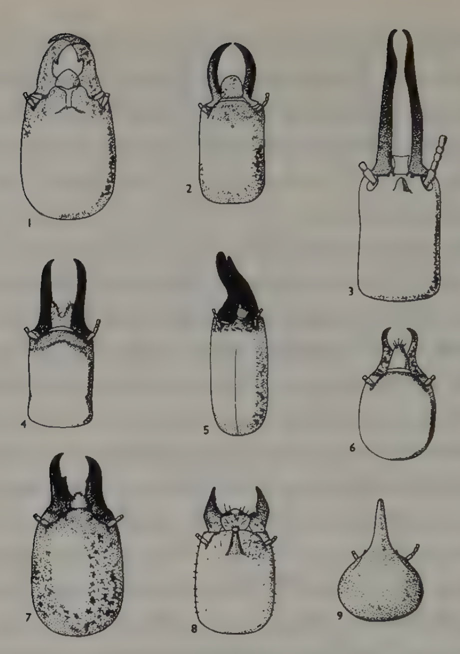



Abb. 36: Köpfe verschiedenartig für ihre Funktion spezialisierter Termiten-Soldaten. 1 Amitermes, 2 Microcerotermes, 3 Termes, 4 Cubitermes, 5 Pericapritermes, 6 Microtermes, 7 Odontotermes, 8 Cornitermes, 9 Nasutitermes. Aus: (168).

zahllose Geschlechtstiere aus allen Nestern einer Art gleichzeitig starten. Oft müssen die Arbeiter zuvor eigens Löcher in die Außenhaut des Termitenhügels brechen, um den Geflügelten Durchlaß zu verschaffen, oder es werden spezielle Schächte, Plattformen etc. für die Geschlechtstiere gebaut (73).

Nach mehr oder weniger ausgedehntem Flug landen die Männchen und Weibchen und laufen umher. Bei manchen Arten werfen sie gleich die Flügel ab, bei anderen erfolgt dies erst, wenn sich ein Paar gefunden hat.

Die Weibchen vieler Arten benutzen offenbar einen Sexuallockstoff. So setzen sich Weibchen von Bellicositermes natalensis auf einen Grashalm und zeigen ein charakteristisches „Sterzel"-Verhalten. Reticulitermes-flavipes-Weibchen entflügeln sich erst und sterzeln dann, wobei sie ventrale Hautdrüsen am Abdomen exponieren.

Hat sich ein Männchen beim Weibchen eingefunden, schließt oft ein sogenannter „Liebesspaziergang" an, das heißt, das Weibchen sucht nach einem Nistplatz, im Tandem dicht gefolgt vom Männchen. Die Tiere heben dann gemeinsam eine Grube im Boden aus, in der sie sich einschließen. Die erste Begattung und Eiablage erfolgt erst nach Tagen oder Wochen.

Merkwürdigerweise knabbern sich die Geschlechtstiere mancher Arten in dieser Zeit der Koloniegründung gegenseitig einige Fühlerglieder ab. Bei Macrotermes werden die Antennen so von 19 auf 10 bis 13 Glieder verkürzt. Der Sinn dieser Amputation ist allerdings noch unklar.

Die ersten Larven werden, wie bei vielen Ameisenarten, zunächst mit Körpersekreten des Königspaares gefüttert. Dabei wird die ja nicht mehr benötigte Flugmuskulatur beider Eltern abgebaut. Wenn die Koloniegründung wie bei niederen Termiten in Holz erfolgt, können die Larven aus diesem Substrat auch sehr bald Nahrung aufnehmen.

Neben dem Modus der paarweisen Koloniegründung kommt auch bei Termiten Soziotomie, die Aufteilung ganzer Völker vor. Besonders leicht ist dies natürlich, wenn im Volk Ersatzgeschlechtstiere in größerer Zahl aufgezogen wurden.

Arten mit diffuser Nestanlage können schließlich auch „knospen": Ein Teil der Arbeiter und Larven bildet in einiger Entfernung vom Nestzentrum ein Nebennest, in dem dann einige Larven zu Ersatzgeschlechtstieren heranwachsen.

In der weiteren Entwicklung der Termitenvölker kommt es

dann immer wieder zu Kopulationen zwischen dem Königspaar, bei einer darauf untersuchten Art etwa einmal im Monat (93).

Die Königin bleibt bei Arten mit kleinen Völkern relativ klein und beweglich, bei volkreichen Arten dagegen kann sie auf unglaubliche Abmessungen anschwellen (Abb. 37). Eine Macrotermes-Königin kann im Laufe der Jahre ihr Volumen auf das 125fache steigern und dabei von 3,5 cm auf 14 cm Länge heranwachsen (73). Bei Cephalotermes wird ein Ansteigen des Hinterleibsvolumens auf das 1000fache angegeben (122). Die Lebensdauer von Termitenköniginnen soll bis zu 90 Jahre betragen.

Das enorme Wachstum der Königin, die sich als adultes Insekt ja nicht mehr häuten kann, ist zum einen bedingt durch



Abb. 37: Blick in ein Nest von Amitermes hastatus. In der Mitte die stark physogastrische Primärkönigin, davor der kleinere König. Links eine in diesem Fall auch funktionelle Sekundärkönigin. Aus: (168).

ein im Laufe der Jahre von hinten nach vorn fortschreitendes Heranwachsen und Reifen von immer mehr Ovariolen, zum anderen durch ein sogenanntes Intussuszeptionswachstum der Cuticula und ein Weiterwachsen der inneren Organe, eine bei Insekten sehr seltene Erscheinung (123).

Eine solche Königin bietet einen in der Tat eigentümlichen Anblick. Der wurstförmige Rumpf, an dem Kopf und Thorax wie ein kleines Anhängsel wirken, ist in permanenter, konvulsivischer Bewegung, da das zarte Herz alleine die Hämolymphe nicht ausreichend umpumpen kann. Die Königin ist dauernd von zahlreichen Arbeitern umringt, peripher halten Soldaten Wache. Die Arbeiter füllen kontinuierlich vorne Futter ein und tragen vom Hinterende die Eier weg. Die Eiproduktion erreicht bei Bellicositermes 20 bis 30 pro Minute oder über 40000 pro Tag. Maximalwerte von über 86000 Eiern pro Tag wurden bei Odontotermes obesus registriert (9).

Die Größe der Völker erreicht entsprechend dieser Fertilität der Königinnen ebenfalls beträchtliche Werte. So kann ein Bellicositermes- oder Nasutitermes-Nest bis 3 Millionen Individuen enthalten. Niedere Termiten haben dagegen weit kleinere Völker. Für Kalotermes werden ein- bis zweitausend Individuen angegeben, für Coptotermes um 10000.

Der soziale Nahrungshaushalt ist auch bei Termiten sehr ausgeprägt. Neben der „proctodaealen“ Weitergabe von Kot und vorverdautem Darminhalt an Nestgenossen wird auch oral Futtersaft aus Speicheldrüsen abgegeben, vor allem an Geschlechtstiere, kleine Larven und Soldaten. Die proctodaeale Fütterung hat möglicherweise ihre Hauptbedeutung in der Weitergabe von Symbionten, da ja bei jeder Häutung der chitinig ausgekleidete Enddarm mit der Gärkammer ausgeräumt wird. Dies erfordert eine Neuinfektion mit Flagellaten etc. nach jeder Häutung. Wahrscheinlich ist darin auch die Basis für die Evolution des Soziallebens bei Termiten zu sehen.

Mit diesem Abriß der Termitenbiologie sei die Darstellung der großen Gruppen sozialer Insekten abgeschlossen. In den folgenden Kapiteln werden allgemeine Probleme der Organisation von Insektenstaaten, wie Kastendetermination oder Kommunikation etc., im Vordergrund stehen.

## 6. POLYMORPHISMUS UND KASTENDETERMINATION

Polymorphismus ist eine im Tierreich weitverbreitete Erscheinung. Der Begriff besagt, daß die erwachsenen Angehörigen einer Art in verschiedenen Morphen oder Gestalten auftreten. Das sinnfälligste Beispiel ist der bei den meisten Tieren vorliegende Geschlechtsdimorphismus, das unterschiedliche Erscheinungsbild von Männchen und Weibchen. Häufig ist auch ein sogenannter Individualpolymorphismus: Genetisch sowie umweltbedingt sind Individuen einer Art nie alle gleich groß, gleich gefärbt etc., die Species weist eine gewisse „Variationsbreite" auf. Sukzessiver Generationenpolymorphismus kommt bei Arten mit Generationswechsel vor, so bei Hohltieren mit den beiden Erscheinungsformen Polyp und Meduse.

Ein „arbeitsteiliger Simultanpolymorphismus", bei dem die verschiedenen Gestalten gleichzeitig auftreten und in gewisser Weise kooperieren, liegt bei Tierstöcken vor, etwa bei Staatsquallen mit ihren Freß-, Wehr- und Schwimmpolypen, die alle ungeschlechtlich aus ursprünglich einem Individuum hervorgegangen sind. Diesem „Kormenpolymorphismus" steht schließlich der ebenfalls arbeitsteilige Kastenpolymorphismus der sozialen Insekten gegenüber, bei dem sogenannte „Kasten", Tiere mit unterschiedlichen Aufgaben, gleichzeitig im Staat leben und kooperieren (139).

Der Begriff der Kaste ist hier vorab zu diskutieren. Bei staatenbildenden Hymenopteren werden oft Männchen, Königin und Arbeiterin als die drei Kasten bezeichnet. Dies

erscheint nicht ganz gerechtfertigt, da der normale Geschlechtsdimorphismus von Weibchen und Männchen eingeschlossen ist. Eine bessere Formulierung ist folgende: „Bei sozialen Hymenopteren treten weibliche Tiere, bei Termiten beide Geschlechter in physiologisch und meist auch morphologisch differenten Kasten auf." Physiologisch different heißt, daß die Angehörigen verschiedener Kasten in der Sozietät unterschiedliche Funktionen haben. Diese müssen nicht notwendigerweise an unterschiedliche Gestalten gebunden sein.

Der fundamentale Unterschied zwischen Königin und Arbeiterin (bei Termiten auch König und Arbeiter) liegt dabei in der Aufteilung der Funktionen Reproduktion und Brutpflege. Die beiden Bestandteile des Fortpflanzungsverhaltens bei subsozialen Formen werden hier entkoppelt. In der Gruppe der sterilen Arbeiter(innen) kann eine weitere Aufteilung in funktionsgeprägte Gruppen wie Klein- und Großarbeiter, Soldaten etc. erfolgen, sie werden sinnvollerweise als Unterkasten bezeichnet.

Schließlich durchlaufen die einzelnen Individuen etwa bei Bienen oder Ameisen einen altersabhängigen Funktionswandel, von Innendienst und Brutpflege zum Außendienst, dem Fouragieren. Zu einem gegebenen Zeitpunkt lassen sich im Volk damit unter den gleichgestalteten Arbeiterinnen Gruppen von Brutpflegerinnen, Nestbauern oder Sammlerinnen unterscheiden. Sie als Kasten oder Unterkasten zu bezeichnen, wie das in der angelsächsischen Literatur zuweilen geschieht (170), halte ich für irreführend. Besser ist es sicher, von Verhaltensgruppen oder direkt von Altersgruppen zu sprechen.

Neben dem Kastenpolymorphismus kommt bei sozialen Insekten auch gelegentlich ein Polymorphismus vor, der nicht primär funktionsgeprägt ist und der mehr in den Bereich des Individualpolymorphismus gehört. Die folgenden

Beispiele dokumentieren vor allem, wie wichtig eine klare, funktionelle Definition des Begriffes Kaste ist. So kommen bei der auch in Deutschland heimischen Sklavenhalterameise Harpagoxenus sublaevis zwei praktisch gleichwertige Königinmorphen vor (Abb. 38), eine normalen Ameisenköniginnen gleichende, geflügelte Vollweibchenform und eine flügellose, der Arbeiterin gleichende „ergatoide“ Form. Im Freiland findet sich die Vollweibchenform (Gynomorphe) als Königin nur in etwa 1 % der Völker, alle übrigen haben ergatomorphe Königinnen. Diesem Königindimorphismus liegt ein genetischer Mechanismus zugrunde: Ein dominantes Allel E blockiert die Entwicklung der Larve zum Vollweibchen und läßt nur die Entstehung von Ergatomorphen zu. Nur reinerbige ee-Larven können sich zu geflügelten Weibchen entwickeln. Männchen sind haploid und übertragen somit entweder e oder E. Die möglichen Paarungen und ihre Ergebnisse sind in Tabelle 1 dargestellt (17).

| Männchen | Weibchen ee | eE | EE |
|---|---|---|---|
| e | Larven: ee<br>Vollweibchen | Larven: ee – eE<br>Vollweibchen + ergatomorphe Weibchen | Larven: eE<br>nur ergatomorphe Weibchen |
| E | Larven: eE<br>nur ergatomorphe Weibchen | Larven: eE + EE<br>nur ergatomorphe Weibchen | Larven: EE<br>nur ergatomorphe Weibchen |

Tab. 1: Genetische Morphendetermination bei der Ameise Harpagoxenus sublaevis. Die Männchen sind haploid, können also nur das Allel e oder E haben. Weibchen können reinerbig ee oder EE oder mischerbig sein. Aus den diploiden, weiblichen Larven aller drei Genotypen können sich stets Arbeiterinnen entwickeln. Jungköniginnen sind, abhängig vom Genotyp, geflügelte Vollweibchen oder ergatomorphe Weibchen.





Abb. 38: Die beiden Königinmorphen der Ameise Harpagoxenus sublaevis. l.: ergatoide Jungkönigin beim „Locksterzeln“; über den ausgestreckten Stachel gibt sie einen Sexuallockstoff ab. r.: Kopula eines geflügelten Vollweibchens (Gynomorphe, oben) mit einem ebenfalls geflügelten Männchen.

Alle diploiden, weiblichen Larven unterliegen natürlich auch der Kastendetermination (s. u.), die darüber entscheidet, ob sich eine Arbeiterin oder eine Königin entwickelt. Alle Genotypen, ee, eE und EE, sind zu Arbeiterinnen determinierbar. Nur Larven vom Genotyp ee können sich zu geflügelten Gynomorphen entwickeln, eE- und EE-Larven zeigen bei Entwicklung zur ergatomorphen Königin fast nur im inneren Bau, in der Anlage größerer Ovarien und eines Receptaculum seminis, Unterschiede zur Arbeiterin. Das Allelpaar e und E hat darüber hinaus jedoch auch Bedeutung für die eigentliche Kastendetermination. Dies wird weiter unten zu diskutieren sein.

Ähnliche Polymorphismen, deren Ursachen allerdings noch nicht geklärt sind, liegen bei weiteren Ameisenarten vor. So finden sich bei Gastameisen der Gattung Formicoxenus funktionelle Königinnen, deren Gestalt von praktisch Arbeiterinhabitus über verschiedenste Zwischenformen bis hin zur geflügelten Gynomorphe variieren kann (18, 24). Auch bei Ponerinen kommen häufig neben Vollweibchen ergatomorphe Königinnen in derselben Species vor (56).

Abgesehen jedoch von diesen Sonderfällen sind Gestalt und Funktion meist korreliert, die Kastendetermination entscheidet in der Regel sowohl über die Form als auch die definitive Aufgabe eines Individuums.

Die Mechanismen der Kastendetermination, die Faktoren, die auf die Entwicklung der Larven einwirken ebenso wie ihre Wirkungsweise, sind eines der zentralen Probleme in der Erforschung der sozialen Insekten. Generell kann man die beteiligten Mechanismen, soweit sie bis heute bekannt sind, zum einen charakterisieren nach dem Zeitpunkt in der Ontogenese des Individuums, zu dem sie wirksam werden, zum anderen nach dem physiologischen Prinzip.

a) Als „psychophysiologische Determination“ bezeichnet man Vorgänge, die in einer Sozietät von mehr oder weniger gleichartigen Individuen zu einer Arbeitsteilung und damit schließlich zu einer Kastengliederung führen. Die Angehörigen der Sozietät beeinflussen sich gegenseitig durch bestimmte Verhaltensweisen und/oder Pheromone. Im einfachsten Fall kann dies erst im Adultstadium erfolgen, so daß mit der resultierenden Kastengliederung keine äußeren morphologischen Unterschiede verbunden sind. Beispiele finden sich bei primitiv sozialen Hymenopteren, etwa bei semisozialen Gruppierungen bestimmter Vespiden und Apidenarten. So wurde bereits beschrieben (Kap. 4.1), daß bei Feldwespen der Gattung Polistes im Frühjahr sich mehrere begattete, gleichwertige Weibchen zur Koloniegründung assoziieren können. Ein α-Weibchen beginnt dann allerdings, die anderen Weibchen durch Drohgebärden und Aggressivität zu Hilfsweibchen bzw. Arbeiterinnen zu degradieren. Ausgangspunkt ist hier also eine Gruppe gleichwertiger, zur Königinfunktion befähigter, begatteter Weibchen. Nur durch Verhaltensmuster wird eine Arbeitsteilung induziert, ein Polymorphismus liegt nicht vor. Dem Zeitpunkt nach handelt es sich hier um

eine rein imaginale Determination, der Mechanismus ist ein psychophysiologischer. (In der späteren Entwicklung der Polistes-Völker folgt allerdings eine Phase mit Arbeiterinnen, die als Töchter des α-Weibchens bereits im Larvalzustand determiniert werden.)

Verwandte Vorgänge treffen wir auch bei weit höher evoluierten Ameisenarten an. Obwohl bei Myrmica und Leptothorax bereits eine komplexe Kastendetermination mit eindeutig getrennten Gynomorphen („Königinnen") und Ergatomorphen („Arbeiterinnen") vorliegt, geschieht es nicht selten, daß morphologisch eindeutige Gynomorphe zufällig nicht begattet werden und dann, der Flügel entledigt, als Arbeiterinnen im Nest verbleiben (10, 26). Die endgültige Entscheidung über die Zugehörigkeit zur Königin- oder Arbeiterinkaste fällt somit für diese Weibchen erst im Imaginalstadium durch Begattung oder Nichtbegattung, also psychophysiologisch. Bedauerlicherweise hat diese Tatsache zu mancher Verwirrung in der Literatur geführt, insbesondere wo Völker mit nur einer fertilen Königin und mehreren gynomorphen Arbeiterinnen für polygyn gehalten wurden.

Auch die Kastendetermination der Termiten scheint zum Teil psychophysiologisch gesteuert zu sein, wenngleich in sehr komplexer Weise. Neuere Arbeiten zeigen zunehmend pheromonale Wechselwirkungen auf. Als allgemeines Prinzip gilt offenbar, daß außer Pseudergaten (niedere Termiten) und einfachen Arbeitern (höhere Termiten) alle Kasten und Unterkasten die Entstehung gleichartiger Individuen mehr oder weniger stark hemmen. Hinzu kommen wahrscheinlich auch stimulierende Effekte. So fördert das Königspaar die Produktion von Soldaten bei Kalotermes (142). Bei derselben Gattung, die zu den niederen Termiten zählt, kann sich jede isolierte Larve (= Pseudergat) außerhalb des sozialen Milieus in ein Ersatzgeschlechtstier umwandeln. Ein direkter, för-

dernder Einfluß der Ernährungslage im Volk ist daher als Ursache für die Entwicklung zum Ersatzgeschlechtstier auszuschließen. Sind jedoch funktionelle Geschlechtstiere im Volk, so hemmen diese die Entwicklung von Pseudergaten zu Ersatzgeschlechtstieren (103). Durch Versuche, in denen Extrakte aus Geschlechtstieren verfüttert wurden, ließ sich zeigen, daß diese Hemmung auf Pheromonen beruht, die an bisher unbekannter Stelle im Kopf-Thorax-Bereich produziert werden. Sie werden mit dem Kot abgegeben und an Nestgenossen verteilt. Dabei hemmt das Pheromon der Königin allein nur die Entwicklung von weiblichen, die Pheromone von Königin und König zusammen auch die von männlichen Ersatzgeschlechtstieren.

Die Pheromone müssen im Volk sehr rasch zirkulieren, da bei Kalotermes bereits nach 24 Stunden ohne Königspaar die ersten Pseudergaten zur Ersatzgeschlechtstierentwicklung determiniert sind. Gibt man dann das Königspaar ins Volk zurück, führen die determinierten Tiere dennoch die Entwicklung in der eingeschlagenen Richtung zu Ende (103).

Diese Hemmwirkung erstreckt sich jedoch nicht auf die Entstehung geflügelter, primärer Geschlechtstiere. Sie treten in genügend großen Völkern auf, in denen möglicherweise hemmende Pheromone hinreichend verdünnt werden, doch ist hier das Wirkungsgefüge noch nicht geklärt.

Ähnlich wie die Ersatzgeschlechtstierbildung wird auch die Entwicklung von Soldaten durch Pheromone vorhandener Soldaten gehemmt. Allerdings sind aus bisher unbekannten Gründen stets nur wenige Pseudergaten zur Soldatenentwicklung kompetent. Die Pheromonwirkungen sind in der Regel zunächst histologisch am Erscheinungsbild bestimmter Hormondrüsen zu bemerken. Das Häutungs- und Entwicklungsgeschehen wird bei Insekten durch die Aktivitäten neurosekretorischer Zellen im Gehirn, durch die Corpora allata

(Juvenilhormon), die Corpora cardiaca und die Prothoraxdrüse (Ecdyson, Häutungshormon) gesteuert (Kap. 2).

Bei Zootermopsis hat sich nun beispielsweise im Experiment gezeigt, daß in Gruppen von Larven und Nymphen die Entwicklung von Ersatzgeschlechtstieren bzw. geflügelten Geschlechtstieren durch eine dem Juvenilhormon analoge Substanz im gasförmigen Zustand verhindert wird. Diese Substanz beeinflußt unter anderem die Prothoraxdrüse bis zur Degeneration (157). Vor allem bei höheren Termiten ist der Einfluß von Juvenilhormon auf die Kastendifferenzierung sehr sicher nachgewiesen, wobei bereits Einflüsse über den JH-Gehalt der Eier anzunehmen sind. Die corpora allata der großen Macrotermes-Königinnen schwellen nach dem Schwarmflug auf fast hundertfache Größe an. Entsprechend sind in ihrer Hämolymphe und auch in den Eiern große Juvenilhormonmengen nachzuweisen (123). Experimentell haben sich zahlreiche Wirkungen von JH und Ecdysteroiden (Häutungshormone) auf die Kastendifferenzierung zeigen lassen. Dennoch sind die komplizierten Wechselwirkungen von Hormonen, Pheromonen und Umweltfaktoren in ihrer Bedeutung auch heute noch wenig verstanden (123).

b) Trophogene Determinationsmechanismen, also Kastendetermination über Nahrungsfaktoren, spielen besonders bei den sozialen Hymenopteren eine große Rolle. Daß sie sich gerade bei den Hautflüglern so ausgeprägt entwickeln konnten, steht sicher im Zusammenhang damit, daß deren Larven sich ihre Nahrung nicht selber suchen, sondern gefüttert werden müssen.

Sehr wahrscheinlich ist auch die sogenannte blastogene Determination in diesem Zusammenhang zu sehen. Sie besagt, daß bereits im Ei festgelegt ist, ob sich eine Larve zur Königin oder nur zur Arbeiterin entwickeln kann. Dieser Mechanismus darf jedoch nicht mit einer genetischen Kastendetermi-

nation verwechselt werden. Auch bei blastogener Determination sind alle Eier genetisch gleichwertig. Etwas vereinfacht kann man sagen, daß die blastogene eine ins Eistadium vorverlegte trophogene Determination darstellt: Über den Ernährungszustand der Königin wird die Reservestoffspeicherung in den Eiern beeinflußt. Ein Beispiel dafür soll anhand der Waldameisen unten beschrieben werden. Trophogene Determination wurde bei Wespen recht sicher nachgewiesen (144). Dies zeigt sich etwa darin, daß bei Vespula erst dann Königinnen erzeugt werden, wenn im Volk ein Verhältnis von Arbeiterinnen zu Larven von etwa 1:1 vorliegt, jede Arbeiterin also nur noch für eine Larve zu sorgen hat. Mittels Verfütterung von radioaktiv markierten Substanzen konnte man die bessere Versorgung von Königinlarven verfolgen. Zu quantitativen kommen allerdings noch qualitative Unterschiede in der Nahrung hinzu. Ebenfalls durch radioaktive Markierung wurde nachgewiesen, daß Königinlarven auch dann noch Futter erhielten, wenn der Kropf der fütternden Arbeiterin bereits leer war. Das heißt, daß an die Königinlarven selektiv Sekrete bestimmter Drüsen, vielleicht der Mandibular- und Labialdrüsen, abgegeben werden.

Ein weiterer Hinweis auf qualitativ verschiedene Ernährung der Larven ist die Tatsache, daß der Kotsack, der ja erst bei der Verpuppung abgegeben wird und alle während des Larvenlebens aufgenommenen unverdaulichen Nahrungsreste enthält, bei den größeren Königinlarven kleiner ist als bei Arbeiterinlarven.

Da Königinlarven auch in größeren Zellen heranwachsen, verschiebt sich die Frage nach dem Determinationsmechanismus auf das Problem, was die Arbeiterinnen veranlaßt, diese größeren Zellen zu bauen. Vermutlich ist hier ein Pheromon der alternden Königin im Spiel (144).

Die Kastendetermination bei Hummeln wurde insbeson-

dere von Röseler (134, 135) intensiv untersucht. Auch bei diesen sind Nahrungsfaktoren von großer Bedeutung, doch liegen bei verschiedenen Arten etwas unterschiedliche Verhältnisse vor. So erfolgt die Determination zur Königin bei Bombus hypnorum offenbar erst im 4. Larvenstadium durch eine Substanz im Futter, die bei intensiver Fütterung durch viele Arbeiterinnen über eine kritische Konzentration angereichert wird. Die Aufzucht von Königinnen beginnt, wenn ein Zahlenverhältnis von etwa 1 Arbeiterin auf 2 Larven erreicht wird. Entsprechend diesem etwas ungenau gesteuerten Verfahren ist bei B. hypnorum auch keine feste Größengrenze zwischen Arbeiterin und Königin zu beobachten. Bei B. terrestris dagegen sind die weiblichen Kasten klar verschieden groß und haben auch verschieden lange Entwicklungszeiten. Die Nestkönigin selbst produziert eine bisher unbekannte Substanz, die weiblichen Larven bereits in den ersten 3 Tagen nach dem Schlupf direkt verfüttert wird und die sie zur Arbeiterinentwicklung programmiert. Ohne diesen Einfluß der Königin können sich die Larven, abhängig von der Nahrungsmenge, zu Arbeiterinnen oder Jungköniginnen entwickeln. Auch bei Hummeln ist das Determinationssystem in irgendeiner Weise mit dem endokrinen System gekoppelt, zumindest lassen sich durch extern appliziertes Juvenilhormon kastendeterminierende Effekte bewirken. Larven von B. hypnorum werden so durch aufgetropftes JH zu längerer Freßdauer und verstärktem Wachstum angeregt und entwickeln sich, auch wenn die Behandlung erst im 4. Stadium erfolgt, fast alle zu Königinnen. Bei B. terrestris versagt dieses Verfahren. Es wäre allerdings verfehlt anzunehmen, daß die determinierende Substanz bei B. hypnorum JH ist. Der Determinator scheint nur die endokrine Situation so zu beeinflussen, daß die corpora allata der Larve anschwellen und mehr JH produzieren.

Bei Ameisen sind die Verhältnisse entsprechend der Vielfalt der Arten offenbar sehr unterschiedlich. Auch ist nur eine sehr begrenzte Zahl von Arten untersucht. Meist dürfte eine trophogene Determination vorliegen, doch wirken oft andere Faktoren modifizierend mit.

Ein relativ gut untersuchtes Beispiel, das zugleich die blastogene Determination mit repräsentiert (s. o.), sind die Waldameisen, besonders Formica polyctena (139). Das Determinationssystem ist hier in starkem Maße in jahreszyklische Vorgänge eingebettet.

Im Herbst gehen Königinnen und zahlreiche im Laufe des Sommers geschlüpfte Jungarbeiterinnen ohne Larven in die Winterruhe. Sie machen bis etwa Januar eine Dormanz, eine Ruhephase durch. Ende Januar bis in den Februar kommen Königinnen und Arbeiterinnen an günstigen Tagen zur Sonnung an die Nestoberfläche. Sie bauen anschließend im Hügelnest einen Wärmehaushalt auf (Kap. 4.3). Die Königinnen legen ihre „Wintereier" ab, aus denen sich Männchen und Jungköniginnen entwickeln. Diese schwärmen dann etwa im April/Mai. Anschließend werden aus den sukzessive abgelegten „Sommereiern" nur noch Arbeiterinnen aufgezogen.

Voraussetzung für die tatsächliche Aufzucht von Geschlechtstieren im Frühjahr sind dabei:

1. eine genügende Volkstärke
2. die Aufrechterhaltung des Wärmehaushalts bei 28–32 °C
3. eine hinreichend große Anzahl von Jungarbeiterinnen aus dem Vorjahr, die als Reservestoffträger die Larven ernähren müssen. Bis etwa April haben die Waldameisen ja keine Gelegenheit, Nahrung von außerhalb des Nestes herbeizuschaffen.

Man weiß bisher, daß die von der Königin während der Winterruhe angelegten Eier (einige 100) bei der Ablage im Frühjahr größer sind als die Sommereier und daß sie im Ge-

gensatz zu diesen am hinteren Pol eine größere Menge sogenanntes Polplasma enthalten. Dies ist eine Substanz, die von den Nährzellen im Ovar geliefert wurde, besonders viel Ribonucleinsäure (RNS) enthält und wohl die Proteinsynthese im Ei fördert (4). Während der ersten 72 Stunden müssen die Larven, die aus Wintereiern schlüpfen, von besonders vielen Jungarbeiterinnen (ca. 1000 pro Larve!) versorgt werden, sonst werden sie zur Arbeiterinentwicklung umdeterminiert (6). Ihre Nahrung besteht fast ausschließlich aus Sekreten von Labial- und Postpharynxdrüsen der Arbeiterinnen.

Zusätzlich müssen während des Heranwachsens der Geschlechtstierlarven die Königinnen sich in kühlere Nesttiefen zurückziehen. Sie treten damit nicht in Nahrungskonkurrenz zu den Larven, diese wachsen unter „physiologischer Weisellosigkeit“ heran.

Anders als die Wintereier sind die später abgelegten Sommereier bei F. polyctena unter keinen Umständen zur Königinentwicklung zu determinieren. Es liegt also im Winterei eine blastogene Prädisposition zur Königinentwicklung vor, die durch trophogene Faktoren über 72 Stunden bis zum Ende des 1. Larvenstadiums aufrechterhalten werden muß.

Obwohl umfangreiche biochemische Untersuchungen über die verfütterten Drüsenprodukte und über Protein- und Lipidstoffwechsel von Jungarbeiterinnen und Larven vorliegen, hat man noch keinen Anhaltspunkt dafür, daß etwa eine bestimmte, chemisch definierbare Substanz für die Kastendetermination verantwortlich wäre. Die bisher geklärten, recht komplizierten Beziehungen sind in Abb. 39 dargestellt.

Diese Verhältnisse treffen allerdings nur auf F. polyctena zu, schon bei der nahe verwandten F. pratensis sind Abweichungen festzustellen. Insbesondere kann diese Art auch im Sommer eine zweite Geschlechtstierbrut aufziehen. Bei

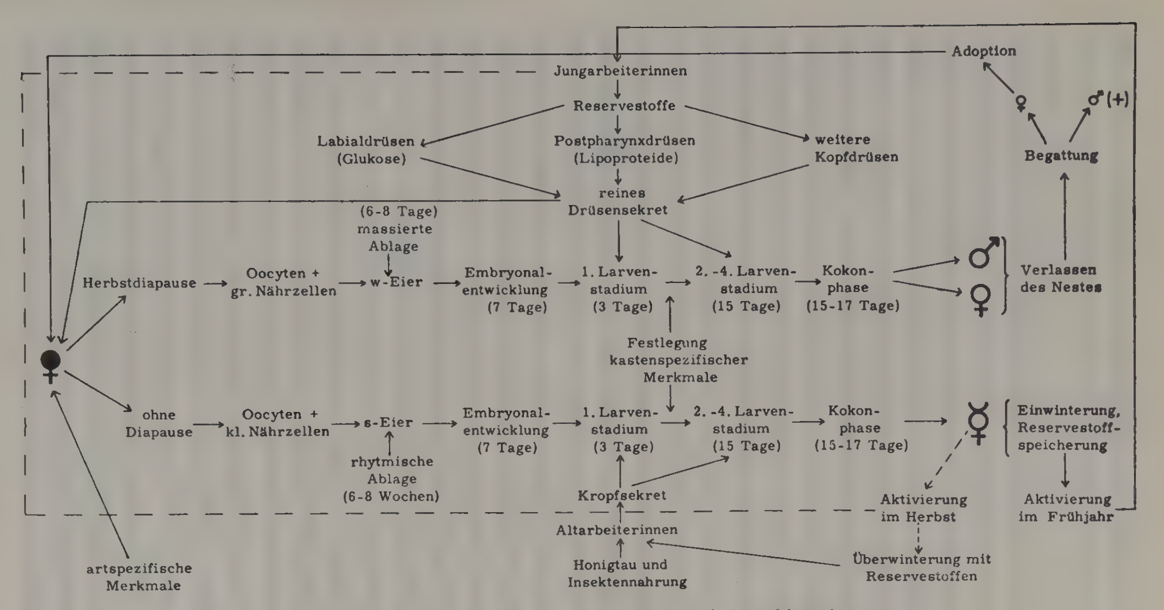



Abb. 39: Die im Rahmen der Kastenbildung bei Waldameisen (Formica polyctena) bisher geklärten Beziehungen. Aus: (139).

vielen anderen Ameisenarten überwintern Larven und haben damit eine viel längere Entwicklungsdauer bis zum Adultstadium.

Die kleine Formicine Plagiolepis pygmaea überwintert mit Larven des 1., 2. und 3. Stadiums, wobei das 3. Stadium das ganze Jahr über im Nest zu finden ist. Aber nur aus solchen Larven, die im Herbst das Stadium 3 erreichen, in diesem überwintern und dann von überwinterten Jungarbeiterinnen gepflegt werden, entstehen Jungköniginnen. Das Volk muß dazu mindestens 1500–2000 Arbeiterinnen umfassen. Ein Fehlen der Königin fördert nochmals die Entwicklung von Königinnen. Auch hier ist also ein ganzer Komplex von Bedingungen für die Geschlechtstieraufzucht erforderlich (124).

Bei den Myrmicinen Leptothorax acervorum und Harpagoxenus sublaevis kommen sogar Larven vor, die zweimal überwintern und sich dann in der Regel zu Königinnen entwickeln. Die Wirkungsweise der Überwinterung ist allerdings noch weitgehend unbekannt. Man kann nur spekulieren, daß die Larven in den letztgenannten Beispielen zweimal, jeweils im Frühjahr, dem Einfluß überwinterter Jungarbeiterinnen ausgesetzt sind (41).

Die eigentliche, physiologische Steuerung der Kastendifferenzierung scheint nach neueren Arbeiten auch bei Ameisen unter Beteiligung des Juvenilhormon-Systems abzulaufen. So entstehen in entweiselten Völkern der amerikanischen fire-ant Solenopsis invicta bei Verfütterung eines JH-Präparates Königinnen und Intermorphe (133). Nach dem Zeitpunkt ihrer Entstehung ist eine Wirkung des JH auf die Eier oder jüngsten Larvenstadien anzunehmen. Bei Pheidole pallidula entwickeln sich aus Eiern einer mit JH äußerlich behandelten Königin verstärkt Jungköniginnen, während Verfütterung des JH an die Brut nicht diesen Effekt hat

(125). Aus allen diesen Ergebnissen ist jedoch nicht zu schließen, daß JH allein für die Kastendetermination bei Ameisen verantwortlich wäre.

Die Kastendetermination der Honigbiene ist wohl am intensivsten untersucht. Auch hier liegt eindeutig eine trophogene Determination vor, Nahrungsfaktoren entscheiden während der Postembryonalentwicklung über das Schicksal der weiblichen Larven. Dies zeigt ein bereits vor langer Zeit durchgeführter Versuch, in dem junge Larven aus Arbeiterinzellen sich nach Umsetzen in Weiselwiegen zu Königinnen entwickelten, und umgekehrt (168).

Voraussetzungen für die Königinaufzucht sind wie bei den Waldameisen eine genügende Größe des Volkes, um einen entsprechenden Wärmehaushalt und zusagende Feuchtigkeitsbedingungen zu gewährleisten. Außerdem muß ein den Bau von Weiselwiegen hemmendes Pheromon der Königin (Queen substance) unter einer hinreichend großen Zahl von Arbeiterinnen genügend verdünnt werden können.

Die Ernährung der Larven erfolgt zuerst mittels Futtersäften, die von jungen Ammenbienen aus Pharynx- und Mandibeldrüsen geliefert werden. Während der ersten 3,5 Tage bis zum 3. Larvenstadium ist die Bienenlarve noch kastenlabil, wie sich in den bereits erwähnten Umsetzversuchen gezeigt hat. Anschließend wird den Larven in Arbeiterinzellen zunehmend Honig und Pollen zugefüttert, während die Königinlarven einen spezifischen Weiselfuttersaft erhalten. Er enthält vermehrt Substanzen aus den Mandibeldrüsen spezialisierter Weiselammen, junger Arbeiterinnen im Alter von 5 bis 15 Tagen.

Die Analyse der Futtersäfte ist bei Bienen relativ einfacher als bei Ameisen, die sie von Mund zu Mund weitergeben: Die Bienen spucken den Futtersaft in die Zellen, wo man ihn abpipettieren kann. So gelingt auch die experimentelle Auf-

zucht von Bienenlarven, wobei es möglich ist, die Zusammensetzung des Futtersaftes zu variieren (131).

Man nahm nun an, daß der Weiselfuttersaft (Gelée royale) eine aktive Substanz, einen chemisch identifizierbaren „Determinator" enthält, der für die Königinentwicklung verantwortlich wäre (131). Andere Arbeitsgruppen (1) beschrieben die Entwicklung von Larven zu Königinnen bei Fütterung mit Arbeiterin-Futtersaft, der nur mit je 8–20% Fructose und Glucose, also Zuckern, angereichert war. Man vermutete, daß der Zuckerzusatz die Larven zu verstärkter Nahrungsaufnahme stimulierte. Genauere Analysen der entstandenen „Königinnen" zeigten jedoch, daß sie nicht ganz vollwertig waren und einige intermorphe Merkmale aufwiesen. Schließlich wird in neueren Arbeiten berichtet (37), daß auch bei der Honigbiene das Juvenilhormonsystem in der Kastendetermination eine Rolle spielt. Offenbar ist die Ernährungssituation der Larve zu einem bestimmten Zeitpunkt wichtig, in dem sie auf das endokrine System einwirkt und zu hohem JH-Gehalt der Hämolymphe führt. Dieser determiniert die Larve zur Königinentwicklung, muß aber dann auf einem hohen Niveau bleiben, um die Differenzierung der Königinmerkmale zu ermöglichen. Sinkt in dieser Zeit der JH-Gehalt, entstehen Intermorphe, Zwischenformen von Königin und Arbeiterin.

c) Genetische Mechanismen in der Kastendetermination wurden bisher nur bei bestimmten stachellosen Bienen (Meliponini, Kap. 4.2) und bei einer Ameisenart, dem bereits erwähnten Harpagoxenus sublaevis, beobachtet. Unter den Meliponinen herrscht generell eine trophische Determination vor. Je mehr Futter in einer Zelle deponiert wird, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Larve sich zur Königin entwickelt. Bei Trigona und anderen Gattungen sind Königinzellen auch größer als Arbeiterinzellen (118). In der Gat-

tung Melipona jedoch sind alle Zellen gleich groß. Daraus und aufgrund auffälliger Zahlenverhältnisse in der Produktion von Königinnen und Arbeiterinnen schloß Kerr (84), daß ein genetischer Faktor stets einen bestimmten Prozentsatz der weiblichen Larven zur Königinentwicklung determinieren müsse. Man nahm an, daß Königinnen in zwei weiblichen Geschlechtsgenen heterozygot sein sollten, während Arbeiterinnen ein oder zwei homozygote Allele besitzen (z. B. AABb oder aabb). Da die Männchen haploid sind, können sie von beiden Genen nur jeweils ein Allel weitergeben. Im Schema (Abb. 40) wird deutlich, daß aus allen möglichen Paarungen jeweils ein Viertel voll heterozygote und drei Viertel in einem oder beiden Genen homozygote weibliche Larven hervorgehen. Tatsächlich wurden bei manchen Arten oft rund 25 % Königinnen in der weiblichen Nachkommenschaft gezählt, bei anderen Arten lag der Prozentsatz näher bei 12,5 %, was auf einen derartigen Mechanismus mit 3 Geschlechtsgenen schließen läßt.

♂ (eine der 4 Möglichkeiten)

| Eizellen eines ♀ | AB | Ab | aB | ab |
|---|---|---|---|---|
| AB | AABB | AABb | AaBB | AaBb |
| Ab | AABb | AAbb | AaBb | Aabb |
| aB | AaBB | AaBb | aaBB | aaBb |
| ab | AaBb | Aabb | aaBb | aabb |

Abb. 40: Die Hypothese der genetischen Kastendetermination bei stachellosen Bienen, Gattung Melipona, nach Kerr. Nur die in 2 Loci komplett heterozygoten (AaBb) Larven können sich zu Königinnen entwickeln. Gleich welche Allele das Männchen überträgt, es wird stets ein Viertel der befruchteten Eier für beide Loci heterozygot sein. Nach (168).

Allerdings scheint der genetische Mechanismus nur eine Prädisposition zur Königinentwicklung zu bewirken. Die Ernährung entscheidet schließlich darüber, ob diese Potenz realisiert wird (139). Besonders eindrücklich konnte dies anhand der Anatomie der Arbeiterinnen gezeigt werden: In Zeiten außerhalb der Aufzucht von Geschlechtstieren, wenn nur Arbeiterinnen entstehen, finden sich darunter 75% mit 5 Ganglien im abdominalen Nervensystem und 25% mit 4 Ganglien wie bei der Königin. Das heißt, daß diese Arbeiterinnen genetisch zu Königinnen prädisponiert waren, durch Nahrungsfaktoren (Nahrungsmangel) jedoch zu Arbeiterinnen umdeterminiert wurden.

Es sei nicht verschwiegen, daß neuerdings der Mechanismus der genetischen Kastendetermination bzw. Prädisposition bei Melipona in Zweifel gezogen wurde (34). Hauptargument ist die Tatsache, daß Larven von Melipona beecheii bei experimenteller Überfütterung bis zu 50% Königinnen ergeben. Kerr et al. (86) entwickelten dagegen ein sehr komplexes Modell der Kasten- und Geschlechtsdetermination von Melipona, das außer dem genetischen Mechanismus auch Nahrungsfaktoren und das Juvenilhormonsystem einschließt. Zur Absicherung dieses Modells sei allerdings noch umfangreiche experimentelle Arbeit erforderlich.

Die Sklavenhalterameise Harpagoxenus sublaevis hat zwei verschiedene Königinmorphen (s. o. Seite 91). Das Allelpaar e/E, das für diesen Dimorphismus verantwortlich ist (17), hat darüber hinaus starken Einfluß auf die eigentliche Kastendetermination (174). Unter sonst gleichen Bedingungen produzieren reinerbige ee x e-Völker einen viel höheren Prozentsatz an Königinnen (in diesem Fall geflügelte) als reinerbige EE x E-Völker (ergatomorphe Königinnen). Mischerbige Völker verhalten sich intermediär. Die häufigsten Kombinationen EE x E und eE x E produzieren ein offenbar opti-

mal angepaßtes Verhältnis von Arbeiterinnen/Königinnen, so daß sich letztlich ein balanciertes Gleichgewicht zwischen den Allelen E und e eingestellt hat. Der Einfluß dieses Allelpaares auf die Kastendetermination ist sicher weit wichtiger als der auf die Morphendetermination. Der Königindimorphismus bei Harpagoxenus ist somit eher ein Nebeneffekt dieses bisher einzigartigen Mechanismus.

Da auch im Falle von Harpagoxenus Nahrungsfaktoren, Überwinterung etc. die Kastendetermination mit bewirken, kann eine Beteiligung des JH-Systems, wie in allen anderen Beispielen, sicher angenommen werden. Der komplette physiologische Mechanismus der Kastendifferenzierung ist jedoch bisher in keinem einzigen Fall aufgeklärt.

# 7. SOZIALE REGULATION UND POPULATIONSDYNAMIK

Unter dem Begriff der sozialen Regulation werden Erscheinungen zusammengefaßt, die mehr oder weniger die kontinuierliche Erhaltung eines „Normalzustandes“ der Insektensozietät oder seine Wiederherstellung nach Störung umfassen. Hierzu gehören Verhaltenselemente, die etwa den Nestwärmehaushalt, das Mikroklima allgemein in Nestern der Honigbiene, der Wespen, Waldameisen oder Termiten regulieren, also Eintragen und Verteilen von Wasser, Fächeln und dergleichen. Insbesondere sind hier aber auch Reaktionen von Sozietäten auf Störungen ihrer Zusammensetzung, Wegnahme der Königin etwa, zu nennen. Die im vorhergehenden Kapitel beschriebenen Kastendeterminationsmechanismen spielen dabei eine wesentliche Rolle.

So sind Honigbienen nach experimenteller Wegnahme oder dem Tod ihrer Königin in der Lage, aus jungen Arbeiterinlarven neue Königinnen „nachzuschaffen“. Da diese nach dem Hochzeitsflug ins Nest zurückkehren, kann so die normale Struktur der Sozietät wiederhergestellt werden. Bei Ameisen erfolgt nach Entweiselung und damit Wegfall der Hemmwirkung der Königin auf die Brut fast stets eine starke Geschlechtstieraufzucht. Allerdings bleiben die Jungköniginnen nur selten dem Volk erhalten, etwa bei der Pharaoameise, die im Nest kopuliert. Meist produzieren entweiselte Ameisenvölker aus unbefruchteten Arbeiterineiern eine oder mehrere Bruten von Männchen und sterben dann aus, ähnlich wie drohnenbrütige Honigbienenvölker, deren Königin

zu einer Zeit stirbt, zu der keine Brut in den Waben vorliegt.

Die Aufzucht von Ersatzgeschlechtstieren bei niederen Termiten und ihre anschließende Reduktion auf ein Paar bei Kalotermes dürfen ebenfalls als soziale Regulationsleistungen angesehen werden. Eines der eindrucksvollsten Beispiele liefert vielleicht der folgende Versuch: Setzt man eine Gruppe von 50 völlig gleichartigen Kalotermes-Nymphen zusammen, sie sind im 7. und damit letzten Stadium vor der Häutung zum adulten Geschlechtstier, so entwickelt sich diese anomal homogene Gruppe innerhalb von 3 Monaten zu einer normal zusammengesetzten, heterogenen Gruppe. Nur wenige Tiere schließen unter diesen Umständen ihre Entwicklung zum geflügelten Geschlechtstier ab. Andere wandeln sich in flügellose Ersatzgeschlechtstiere um oder zu Soldaten, und einige machen sogar regressive Häutungen ins Stadium der Pseudergaten durch.

Wie bei dieser sozialen Regulation, so sind auch bei der Populationsdynamik der sozialen Insekten Mechanismen der Kastendetermination in hohem Maße beteiligt. Die Populationsdynamik ist einerseits bestimmt durch die Entwicklung der einzelnen Sozietät von der Gründung bis zum eventuellen Absterben, andererseits durch all die Vorgänge, die in einem bestimmten Lebensraum – einem Kiefernwald etwa, einem Hochmoor oder einer Savanne – die konstante oder auch schwankende Siedlungsdichte einer Insektenart beeinflussen. Zu diesem Thema sind gerade in jüngerer Zeit zahlreiche Arbeiten erschienen, nicht zuletzt auch deshalb, weil viele soziale Insekten, z. B. Ameisen oder Termiten, als weitgehend ortstreue und ganzjährig zu beobachtende Organismen hohen Indikatorwert für die Beurteilung von Umwelteinflüssen haben. Eine sehr gute Übersicht gibt Brian (7) in einem Buch über ›Social Insect Populations‹ mit allein 135 Seiten. Weitere

Informationen finden sich in einem von demselben Autor herausgegebenen Werk über die Produktionsökologie von Ameisen und Termiten (9), sowie in Wilsons ›The Insect Societies‹ (168). Hier können von dieser umfangreichen Thematik nur einige wenige Aspekte angesprochen werden. Grundlegende Angaben über die Individuenzahlen der Sozietäten, Lebensdauer von Individuen und Kolonien wurden bereits in den entsprechenden Kapiteln über die verschiedenen systematischen Gruppen sozialer Insekten gemacht.

Die Siedlungsdichte von Völkern wurde für zahlreiche Arten bestimmt, dies ist insbesondere einfach bei hügelbauenden Termiten oder Waldameisen. Generell finden sich natürlich Nester von Arten mit großen Volkszahlen in geringerer Dichte als solche von Arten mit wenigen Individuen in jeder Sozietät. So leben Waldameisen in Deutschland in optimalen Siedlungsdichten von etwa 4 bis 8 Nestern/ha, doch werden von Arten mit etwas kleineren Nestern auch 180 Nester/ha erreicht (7). Die kleinen Völker von Schmalbrustameisen können 2–4 Nester/qm, Ponera coarctata sogar 7,2 Nester/qm haben. Die Gesamtzahl der Individuen pro Flächeneinheit oder die Biomasse in g/qm differieren jedoch weit weniger zwischen den Arten. Für Waldameisen (Formica polyctena) ebenso wie für Schmalbrustameisen (Leptothorax acervorum) lassen sich Siedlungsdichten von etwa 200 bis 700 adulten Individuen/qm errechnen. Die Biomasse für Formica rufa wird bei 700 Arbeiterinnen/qm mit ca. 7,1 g/qm angegeben. Hinzu käme natürlich noch die Masse der Brut im Nest, die unter Umständen ein Vielfaches der Masse der Adulten erreichen kann. Entsprechend hohe Werte liegen für Termiten vor. Der Einfluß der sozialen Insekten – Bienen als Bestäuber, Wespen und viele Ameisen als Prädatoren, Termiten als Pflanzenfresser und Zersetzer toten Pflanzenmaterials – kann nicht hoch genug eingeschätzt werden. Ein Volk von Formica

polyctena, das ein Territorium von 0,27 ha benutzt, sammelt jährlich 6,1 Millionen Kleintiere (Insekten, Spinnen etc.) sowie 155 l Honigtau von pflanzensaugenden Läusen mit einem Gesamtenergiegehalt von 945 MJ (= 22,6 x $10^4$ kcal). Der Energieumsatz dieser Waldameisen ist damit um etwa 2 Zehnerpotenzen höher als der von Spinnen oder Laufkäfern auf der gleichen Fläche (72). Für körnerfressende Ameisen (Pogonomyrmex) in South Carolina werden höhere Energieumsätze (58–75 kJ/qm) als für Sperlinge (17 kJ) oder Mäuse (31 kJ) angegeben. In der untersuchten Fläche konsumieren alle Pflanzenfresser zusammen 546 kJ/qm im Jahr, das sind 12 % der Primärproduktion. Ein Viertel davon wird von Ameisen verbraucht (9).

Es ist bei diesen Zahlenwerten leicht einsehbar, daß soziale Insekten als Konkurrenten anderer Tiere eine dominierende Rolle spielen. Aber auch die Konkurrenz zwischen verschiedenen sozialen Insekten und zwischen Sozietäten ein und derselben Art ist ungeheuer groß. Die größten Feinde der Ameisen z. B. sind andere Ameisen. Dies wird deutlich, wenn man die Wehr- und Verteidigungssysteme vieler Arten untersucht: Sie sind zumeist gegen Ameisen am besten wirksam. Auch Termiten haben die meisten ihrer Wehrsysteme gegen Ameisen entwickelt (58).

Diese Konkurrenz innerhalb der sozialen Insekten bestimmt auch sehr wesentlich den Umsatz an Individuen, Königinnen, Arbeiterinnen sowie an ganzen Völkern. In stabilen Ameisenpopulationen haben oft fast alle Völker eine ähnliche Größe. Kleinere Völker werden von Artgenossen aus dem Nachbarnest überfallen und oft ausgelöscht. Dies gilt in besonders hohem Maße für neu gegründete Sozietäten. Man kann abschätzen, daß bei einer Lasius-Art, deren Königinnen (und damit die Völker) 20 Jahre Lebensdauer erreichen, insgesamt mehrere 10000 Jungköniginnen pro Volk erzeugt

werden. In 20 Jahren muß nur eine davon erfolgreich eine neue Sozietät aufbauen, um die Populationsdichte konstant zu halten. Bei polygynen Arten, die oft neue Kolonien durch Ablegerbildung gründen, sind die Königinnen meist weniger langlebig, doch kann man auch hier mit dem jährlichen Ersatz nur eines kleinen Teils der alten Königinnen durch junge rechnen. Die große Mehrzahl der produzierten Jungköniginnen geht auch hier zugrunde.

Wie bei solitären Organismen lassen sich auch bei sozialen Insekten verschiedene Strategien darstellen, die der einzelnen Art die Aufrechterhaltung einer gewissen Populationsstärke und -dichte erlauben. Vermeidung von Konkurrenz durch z. B. über- oder unterirdische Lebensweise, Nahrungssuche bei Tag oder bei Nacht, extreme Spezialisierung auf bestimmte, von anderen Arten nicht genutzte Nahrungsquellen sind hier ebenso zu nennen wie spezielle Kampfmethoden bis hin zu ritualisierten Kommentkämpfen bei der Ameise Myrmecocystus (66).

Besonders interessant sind in dieser Hinsicht die Reproduktionsstrategien. Zwei gegensätzliche Verfahren werden hier unterschieden, die allerdings von keiner Art in ganz reiner Form repräsentiert werden (129). Als r-Strategen oder r-selektionierte Arten (105) werden solche bezeichnet, die sehr viel Energie für die Produktion von zahlreichen Nachkommen aufwenden. Unter günstigen Umständen (neu entstandener Habitat, keine Konkurrenz etc.) werden solche Arten sich rasch ansiedeln, mit höchster Wachstumsrate ($r_{max}$) ihre Population vergrößern, dann aber bei Einsetzen von Konkurrenz auch ebenso rasch wieder verschwinden. K-Strategen auf der anderen Seite nutzen mehr oder weniger kontinuierlich die Kapazität ihrer Habitate voll aus, bilden langlebige, relativ dichte Populationen und vermeiden Übervölkerung oft sogar durch verringerte Reproduktion. Unter den sozia-

len Insekten neigen die einjährigen Wespen und Hummeln mehr in Richtung der r-Strategie, ebenso etwa Ameisen mit selbständiger Koloniegründung durch einzelne Königinnen. So besiedelt Lasius niger stets sehr rasch Kahlschläge im Wald oder neu angelegte Gärten, Straßenböschungen oder dergleichen. Polygyne und polydome Nestverbände, etwa der Waldameisen, stellen das extreme Gegenbeispiel dar. Sie beherrschen über Jahrzehnte, wahrscheinlich Jahrhunderte hinweg die besiedelten Flächen in fast gleichmäßiger Dichte, breiten sich aber nur langsam und über kurze Entfernungen in neue Habitate aus. Sie sind geradezu Anzeiger für sehr langfristig stabile ökologische Bedingungen.

## 8. KOMMUNIKATION IN INSEKTENSTAATEN

Ohne Verständigung im weitesten Sinne, ohne die Weitergabe von Informationen zwischen Angehörigen einer Sozietät wäre ein geordnetes Sozialleben nicht möglich. Bereits solitäre Tiere verfügen über zahlreiche Möglichkeiten der Kommunikation mit Artgenossen, insbesondere im Bereich des Sexualverhaltens oder der Brutpflege und Aufzucht von Nachkommen. Bei sozialen Insekten kommen weitere Funktionskreise hinzu wie etwa Futterrekrutierung, Gefahrenalarm oder Nestwechsel. Eine brauchbare Einteilung erfolgt am besten nach den beteiligten Sinnesmodalitäten, so daß wir optische, akustische, taktile und olfaktorische (chemische) Kommunikationsmechanismen unterscheiden können.

Die optische Kommunikation spielt dabei eine untergeordnete Rolle. Dies ist bedingt durch die oft kleinen Komplexaugen vieler sozialer Insekten, ferner auch dadurch, daß die Tiere vielfach im dunklen Nest oder bei Nacht aktiv sind. Zudem ist die Auflösung der Komplexaugen nur auf geringe Entfernung so hoch, daß eine Verständigung durch optische Signale möglich wird. Immerhin reagieren Waldameisen darauf, wenn sie in 10–15 cm Entfernung im Gelände andere Nestgenossen im Kampf mit Beute verwickelt sehen. Sie laufen zum Kampfplatz und helfen mit, die Beute zu überwältigen. Ob diese als Kinopsis bezeichnete Reaktion allerdings auf einer „beabsichtigten“ Alarmierung durch die kämpfenden Tiere beruht oder nur eine mehr zufällige Begleiterscheinung darstellt, ist bisher ungeklärt (168).

Auch die akustische Verständigung scheint von relativ ge-

ringer Bedeutung zu sein. Eigene Gehörorgane für Luftschall fehlen den sozialen Insekten. Substratschall wird dagegen sehr gut wahrgenommen, wobei Borstenfelder besonders in den Gelenken der Laufextremitäten beteiligt sind. Als Beispiel für eine Verständigung auf dieser Basis mag das Kratzen hungriger Wespenlarven an den Zellwänden dienen, das pflegende Arbeiterinnen zur Fütterung herbeiruft.

Die Produktion von Geräuschen durch Aufschlagen harter Körperteile auf das Substrat ist besonders bei holzbewohnenden Ameisen und Termiten recht häufig. Bei Roßameisen der Gattung Camponotus wurde die Funktion dieser „Klopfkommunikation" näher untersucht (108). Das bei Störungen am Nest hörbare Klopfen wird von zahlreichen Tieren durch abwechselndes Aufschlagen von Kopf und Gaster auf das Holz erzeugt. Bei Nestgenossen ruft dieses Signal nicht unbedingt voraussagbare Reaktionen hervor. Zwar reagieren die meisten Tiere, doch hängt die Art der Reaktion sehr stark davon ab, was sie vor dem Signal gerade getan hatten. Schwach erregte Tiere antworten so mit einer Verringerung ihrer Laufgeschwindigkeit, stark erregte mit Erhöhung. Bei einigen Tieren ruft das Signal Aggressivität hervor, bei der Mehrzahl jedoch völlige Bewegungslosigkeit. Insgesamt ist das Klopfen hier wohl ein Alarmverhalten, das bei verschiedenen Teilgruppen des Volkes die Tätigkeit unterschiedlich beeinflußt. Für diese Art der Verständigung wurde der Begriff "modulatory communication" geprägt (109): die Signale lösen keine spezifischen Verhaltensmuster aus, sondern verändern die Wahrscheinlichkeit der Reaktion auf andere Stimuli, indem sie den „Motivationszustand" der Empfänger beeinflussen.

Bei Termiten tritt derartiges Klopfen, besonders mit den Mandibeln, ebenfalls in Gefahrensituationen auf. Es lockt Soldaten zur Störungsquelle und veranlaßt gleichzeitig die

wehrlosen Stadien und Kasten, in die Nesttiefe wegzulaufen (93).

Eine weitere, häufige Erscheinung besonders bei Ameisen ist das Zirpen oder Stridulieren. Meist ist es zu vernehmen, wenn die Tiere in einer Zwangslage sind, etwa auch, wenn sie mit einer Pinzette ergriffen werden. Bei Myrmicinen oder Ponerinen ist dann eine heftige Auf- und Abbewegung der Gaster zu erkennen. Das Zirpen wird in einem eigenen Stridulationsapparat am Stielchen erzeugt (Abb. 41). Über die Bedeutung wurde viel spekuliert; einige gesicherte Erkenntnisse seien hier dargestellt. So stridulieren im Boden verschüttete Blattschneiderameisen (Atta und Acromyrmex). Das wiederum als Substratschall wahrgenommene Geräusch veranlaßt Nestgenossen, an der Quelle des Signals zu graben und die „Verunglückten" eventuell zu befreien (107). Bei Novomessor wurde gezeigt, daß Stridulation im Zusammenhang mit dem Beuteerwerb eine ähnliche, verhaltensmodifizierende Funktion haben kann wie das Klopfen der Roßameisen (109). Insgesamt ist aber das Zirpen eine nicht nur bei sozialen Insekten so weit verbreitete Erscheinung, daß seine Bedeutung mit den genannten Funktionen keinesfalls voll erfaßt sein kann.

Geräuscherzeugung kennt man auch von der Honigbiene, vor allem in Form des „Tütens" und „Quakens" junger Königinnen. Es wird durch Vibrationen der Flugmuskulatur hervorgerufen, wobei die Biene den Thorax fest auf die Waben preßt. Sicher werden auch diese Laute als Substratschall perzipiert (118). Die Funktion besteht wohl zum Teil darin, daß sich rivalisierende Jungköniginnen im Stock damit verständigen. Die zuerst geschlüpfte gibt ihre Anwesenheit durch „Tüten" kund, weitere noch in den Zellen verbleibende, aber ebenfalls bereits adulte Jungköniginnen antworten mit „Quaken". Wenn die zuerst geschlüpfte mit einem „Nach-

schwarm“ abgezogen ist, kann eine weitere Königin die Zelle verlassen, ohne daß es direkt zum Kampf kommt. Eine weitere Bedeutung scheint das „Tüten“ bei der Auslösung des Schwärmens zu haben (168).

Schließlich ist seit langem bekannt, daß sich aus Hummelnestern unterschiedliche Töne vernehmen lassen. Der „Hummeltrompeter“ sollte morgens die Nestgenossinnen „zur Arbeit rufen“. Doch ist bisher keinerlei kommunikative Bedeutung der Töne nachweisbar. Möglicherweise entstehen sie als Begleiterscheinung beim Ventilieren des Nestes (118, 140).

Taktile Kommunikation, Verständigung über Berührungsreize im weitesten Sinn, ist eine bei staatenbildenden Insekten sehr weit verbreitete Möglichkeit, die in vielerlei Funktionskreisen eine Rolle spielt.

So kommt Futterverteilung von Mund zu Mund in fast allen Insektensozietäten vor. Das „Futterbetteln“ erfolgt dabei ganz oder fast ausschließlich über taktile Signale. Ein hungriges Tier betastet oder betrillert mit seinen Antennen, oft auch den Vorderbeinen, die Mundteile eines Nestgenossen und bringt diesen so zur Regurgitation, zum Hervorwürgen eines Futtertropfens aus dem Kropf (Abb. 42). Mehrere Fakten zeigen, daß hier das mechanische Signal alleine ausreicht, um die gewünschte Reaktion zu erzielen. Zum einen gelingt es zahlreichen Arten von sogenannten Gästen, Milben, Käfern u. a., die in Nestern sozialer Insekten leben, das Futterbetteln mittels ihrer Vorderextremitäten erfolgreich zu imitieren (vgl. Kap. 11.1). Zum anderen kann man vorsichtig festgelegte Ameisen durch Reizung mit einer Borste an den richtigen Stellen der Mundwerkzeuge zur Regurgitation bringen. Es war mit dieser Methode möglich, von Waldameisen die Futtersekrete zu gewinnen und zu analysieren (126). Häufiges Betteln im Volk mag übrigens auch den Außen-

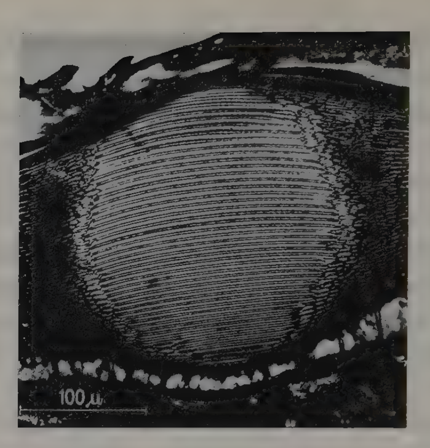



Abb. 41: Das Rippenfeld einer Arbeiterin der Blattschneiderameise Acromyrmex octospinosa. Es liegt vorn auf dem Oberrand des ersten Gastersegmentes. Zum Stridulieren wird eine Schrillkante am Hinterrand des Postpetiolus darübergestrichen. Aus: Markl. Z. vergl. Physiol. 60, 1968.

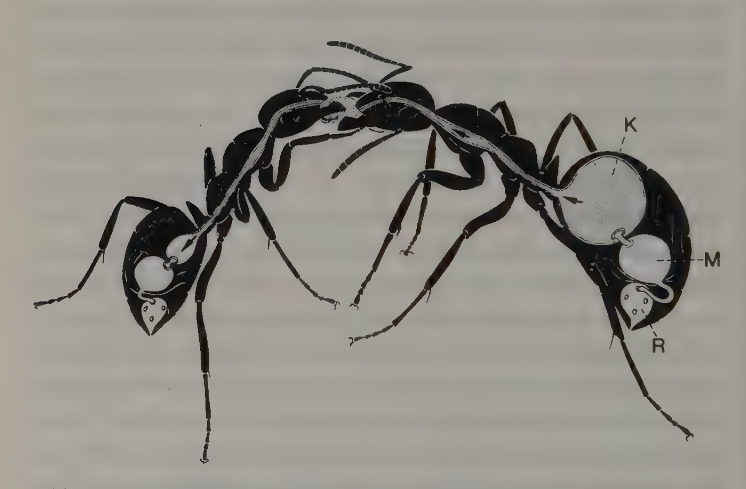



Abb. 42: Regurgitationsfütterung zweier Waldameisen. Futterspenderin rechts. K: Kropf, M: Mitteldarm, R: Rectum. Aus: Hölldobler, Encyclopaedia Cinematographica E 2013/1973 IWF, Göttingen.

dienstieren Nahrungsmangel signalisieren und sie zum Auslaufen stimulieren.

Ein weiteres Verfahren der Kommunikation, das sich überwiegend taktiler Reize bedient, ist der gegenseitige Transport von Individuen einer Sozietät, das Tragen. Während Termiten oft jüngere Stadien in Gefahrensituationen einfach irgendwo mit den Mandibeln packen und wegtragen, ist dieses Verhalten bei Ameisen stark ritualisiert und dient auch der Weitergabe von Informationen.

So tritt es häufig im Zusammenhang mit dem Nestwechsel auf. Wenn der Nistplatz aus irgendwelchen Gründen, durch zuviel Sonne, Schatten oder Feuchtigkeit etwa, ungünstig wird, suchen einzelne Arbeiterinnen nach einem neuen Nistplatz. Erfolgreiche "scouts" kehren dann ins alte Nest zurück und fordern Nestgenossen durch Anstoßen oder ähnliches auf, eine passende Haltung einzunehmen. Die Nestgenossin wird dann zum neuen Nistplatz getragen. Ist sie von dessen Qualität überzeugt, läuft sie mit der Trägerin zurück, und beide tragen dann je eine weitere Nestgenossin zum Ziel. Es entwickelt sich ein Schneeballsystem, mit dem schließlich das ganze Volk umgesiedelt wird. Die Bildung von Tochternestern etwa von Formica verläuft ganz ähnlich, doch werden häufig Tiere in beiden Richtungen getragen, bis endlich in einem fast demokratischen Verfahren zwei neue Sozietäten entstanden sind.

Die Tragehaltung ist in einigen Unterfamilien der Ameisen spezifisch verschieden. So fassen Formicinen eine Mandibel des zu tragenden Tieres, das sich dann unter dem Kopf der Trägerin einrollt und, den Rücken nach vorn, weggetragen wird. Myrmicinen dagegen fassen ebenfalls eine Mandibel der gegenüberstehenden Transportandin, die sich aber so dreht, daß sie mit angelegten Extremitäten über Kopf und Rücken der Trägerin gehalten werden kann. Bei Leptothorax wurde

schließlich beobachtet, daß unerfahrene Innendiensttiere durch eine spezielle Haltung in Schräglage anzeigen, wenn sie weggetragen werden möchten (176).

Neben dem Tragen ist auch gerade beim Nestumzug der Ameisen oft ein weiteres Verhalten zu beobachten, das sich im wesentlichen taktiler Elemente bedient, das Tandemlaufen. Hierbei laufen zwei Tiere eng hintereinander her, wobei die Folgerin mit ihren Antennen in kurzen Abständen Beine und Gaster der Führerin betastet. Dieses Verhalten (Abb. 43) wird auch bei der Rekrutierung zu Futterquellen oder bei Sklavenhaltern in der Rekrutierung zum Raubzug eingesetzt (25, 120). Allerdings bedient sich das Tandemlaufen nicht immer ausschließlich taktiler Elemente. Eine starke chemische Komponente ist oft an der Bindung zwischen den beiden Tieren beteiligt. Dies wird besonders auffällig, wenn eine Folgerin den Kontakt zur Führerin verliert. Bei Leptothorax oder Harpagoxenus stoppt die Führerin dann sofort, hebt die Gaster an und streckt den Stachel aus. Giftdrüsensekret verdunstet und schafft ein Duftfeld, in dem die Folgerin meist rasch zur Führerin zurückfindet. Zwingt man die Führerin experimentell zu länger andauerndem Sterzeln, wird an ihrer Stachelspitze unter Umständen ein Würstchen von nichtflüchtigen Sekretresten sichtbar (120). Vom Tandemlauf läßt sich über Orientierungsspuren und Gruppenrekrutierung ein lückenloser Übergang zur chemischen Kommunikation beobachten.

Vorab soll aber noch eine kurze Beschreibung des wohl komplexesten taktilen Kommunikationssystems bei Insekten folgen, der Tanzsprache der Bienen. Karl von Frisch (42) hat diese erstaunlichen Leistungen der Honigbienen so anschaulich dargestellt, und die Einzelheiten sind mittlerweile so allgemein bekannt, daß hier ein kurzer Überblick genügen sollte. Der Zweck dieser Tänze liegt darin, zahlreiche Sam-

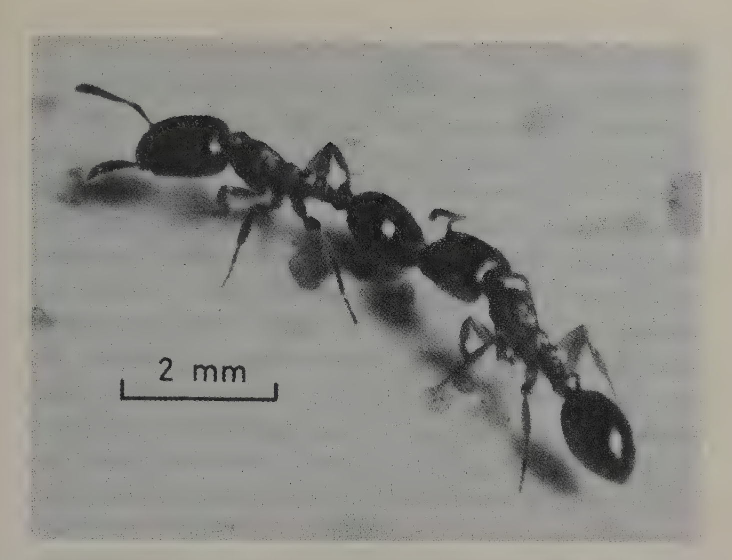



Abb. 43: Tandemlauf zweier Arbeiterinnen von Harpagoxenus sublaevis. Die Folgerin wird von dem führenden Tier während eines Sklavenraubzuges zum Zielnest gebracht.

melbienen zu einer ergiebigen Trachtquelle zu dirigieren, ohne daß diese jeweils einzeln ihre Energie in Suchflügen verschwenden müssen. Beim Tanzen teilt eine erfolgreiche Suchbiene den Stockgenossinnen zwar auch die chemischen Merkmale Duft und Geschmack der Futterquelle mit, die wesentlichen Informationen über ihre Richtung und Entfernung jedoch werden im dunklen Stock rein taktil übertragen.

Man kennt unterschiedliche Tanzformen, so den Rundtanz, der nur über die Existenz einer Trachtquelle in Stocknähe informiert und die Sammelbienen zum Ausfliegen und zur Suche danach stimuliert. Die tanzende Biene läuft hier im Gedränge der beschäftigungslosen Sammlerinnen auf der Wabe im Kreis, mal rechtsherum, dann linksherum. Sie schubst die Nestgenossinnen dabei an, und diese folgen ihr in

engem Kontakt, wobei sie mit den Antennen auch den Duft des der Tänzerin anhaftenden Pollens wahrnehmen.

Wenn die Futterquelle weiter vom Stock entfernt ist, bei bestimmten Honigbienenrassen etwa über 50–80 m, dann führt die Suchbiene den Schwänzeltanz aus. Sie läuft nun auf der senkrechten Wabe eine Figur, die einer etwas gestauchten 8 entspricht. Im mittleren Bereich zwischen den beiden Schleifen wird eine etwa 1 cm lange gerade Strecke unter Summen und heftigem, seitlichem Schütteln des Hinterleibes durcheilt. Diese geradlinige Schwänzelstrecke gibt die Richtung vom Stock zur Futterquelle an. Erstaunlich ist dabei, daß die Biene den Winkel zwischen der Richtung zur Sonne und der zur Futterquelle auf der senkrechten Wabe in einen Winkel zum Lot transponiert. Gelegentlich sind Tänze auch auf dem waagerechten Flugbrett vor dem Stock zu beobachten: Dann zielt der Schwänzellauf direkt auf die Futterquelle, eine Sammelbiene kann dorthin finden, indem sie im Flug stets den Einfallswinkel der Sonnenstrahlen in ihre Augen konstant hält (Sonnenkompaßorientierung). Auf der Wabe steht die Richtung senkrecht nach oben für die Richtung zur Sonne. Weist der Schwänzeltanz um 60° nach rechts von der Senkrechten ab, so ist die Futterquelle in demselben Winkel nach rechts von der Richtung zur Sonne zu finden. Ist die Sonne zeitweilig durch Wolken verdeckt, genügt den Bienen das Muster des polarisierten Himmelslichts zur Orientierung. Ein perfekter Zeitmeßmechanismus verhindert, daß die Tiere bei längeren Flügen vom Kurs abkommen, sie rechnen die Sonnenwanderung mit ein.

Die Entfernung zur Futterquelle wird in der Geschwindigkeit des Schwänzeltanzes verschlüsselt. Je schneller die Schwänzelstrecke durchlaufen wird, desto näher ist die Tracht zu finden. So braucht die Suchbiene bei 300 m 0,5 Sekunden für die Schwänzelstrecke, bei 4500 m etwa 4 Sekun-

den (82). Die Biene gibt allerdings nicht die korrekte Entfernung an, sondern den zum Erreichen des Zieles notwendigen Energieaufwand. Bei Gegenwind, Flug bergauf oder über Hindernisse hinweg meldet sie eine entsprechend größere „Entfernung“.

Zusätzliche Orientierungshilfen beim Anfliegen der Trachtquelle können allerdings auch Landmarken, Waldränder, Gebäude etc. liefern. Dank ihres Zeitsinnes „wissen“ Honigbienen schließlich, zu welcher Tageszeit etwa ein bestimmter blühender Baum den meisten Nektar bietet. Sie fliegen an aufeinanderfolgenden Tagen jeweils zur richtigen Zeit dorthin (82). Interessant ist die Beobachtung, daß Bienenrassen bzw. auch die verschiedenen Apis-Arten (Kap. 4.2) „Dialekte“ ihrer Tanzsprache entwickelt haben. So beginnt bei der Riesenbiene Apis dorsata der Schwänzeltanz bereits bei Entfernungen von weniger als 10 m zur Futterquelle, während unsere Honigbienenrassen Apis mellifera mellifera oder A. m. carnica erst Entfernungen über 60 m mit dieser Tanzform anzeigen und nähere Trachtquellen durch Rundtänze signalisieren (118).

Die Nahorientierung zum Futterplatz kann im übrigen auch durch ein chemisches Signal erleichtert werden: Die ersten Finderinnen umfliegen eine Trachtquelle und stülpen dabei ihre Nasanov-Drüse auf dem Hinterleib aus. Eine Duftwolke aus Geraniol, Geraniumsäure, Citral u. a. umgibt dadurch das Ziel, so daß angeworbene Neulinge dieses leichter finden.

In der Futterrekrutierung der Bienen ebenso wie beim Tandemlauf der Ameisen spielen somit neben taktilen auch chemische Signale eine Rolle. Chemische Kommunikation ist in der Tat die wichtigste Form der Verständigung bei sozialen Insekten überhaupt. Wie bereits berichtet, führt vom Tandemlaufen der Ameisen ein lückenloser Übergang zur Rekrutierung von Nestgenossen auf Duftspuren.

So wurde bei der tropischen Ponerine Bothroponera tesserinoda beobachtet, daß eine Arbeiterin, die einen besseren Nistplatz gefunden hat, im alten Nest eine andere Arbeiterin durch Zerren an deren Mandibeln auffordert, ihr im Tandem zu folgen. Man kann ein solches Tandem trennen und die Führerin durch eine duftlose Glaskugel ersetzen, die Folgerin läuft der Attrappe nach. Bessere Führungsqualität hat allerdings in diesem Versuch ein Körperteil, etwa Thorax oder Abdomen, einer anderen Artgenossin. Hier scheint ein Oberflächenpheromon, ein der Cuticula anhaftender Duft, eine Rolle zu spielen (68). Bei einer anderen Ameise, Camponotus sericeus, legt die Kundschafterin eine Orientierungsspur, auf der sie Nestgenossinnen einzeln im Tandem zum Ziel führt, die Spur hat für das Tandemlaufen oder die Anwerbung von Folgeameisen offenbar keine Bedeutung (69). Camponotus socius geht einen Schritt weiter: Die Kundschafterin legt eine Spur etwa zwischen Futterquelle und Nest, fordert dann im Nest durch ein spezielles „Wackelverhalten“ andere Ameisen auf und führt diese in einer Gruppe von bis zu 30 Tieren auf der Spur zum Ziel. Sie läuft, ständig spurend, vor der Gruppe her (62). Ähnliche Gruppenrekrutierung wurde bei der einheimischen Tetramorium caespitum beobachtet (154) sowie bei sklavenhaltenden Ameisen der Gattung Epimyrma (19, 173), die mittels dieses Verfahrens ihre Sklavenraubzüge organisieren (Kap. 10.2).

Schließlich legen Ameisen wie Leptogenys ocellifera (116), Lasius fuliginosus (55) und andere sowie Termiten (93) Dauerspuren, die allein und ohne Werbung, Aufforderung oder Führung durch Kundschafter den Weg zu Futterquellen weisen.

Im Zusammenhang mit der Rekrutierung auf Duftspuren sind mehrere Probleme von Interesse, die anhand ausgewählter Beispiele im folgenden behandelt werden sollen.

a) Die Lebensdauer einer Duftspur ist variabel. Die Spur sollte hinreichend lange bestehen, um eine genügende Anzahl von Nestgenossen zum Ziel zu führen, sie muß aber auch rechtzeitig verschwinden, wenn etwa eine Nahrungsquelle ausgebeutet ist und weitere Rekrutierung dorthin sinnlos wird. Meist wird dieses Problem so gelöst, daß die Spursubstanzen relativ flüchtig sind. Sammler erneuern die Spur auf dem Rückweg immer wieder, solange ihre Sammeltätigkeit erfolgreich ist. Zuweilen hat sich eine Spur bereits 0,5 bis 1 m hinter dem spurenden Tier verflüchtigt, etwa bei Solenopsis saevissima (168). Andererseits bleiben die Dauerspuren von Lasius fuliginosus wochenlang wirksam: Sie führen zu Blattlauskolonien, die über lange Zeiten kontinuierlich Honigtau liefern (53).

b) Produktionsorte der Spursubstanzen sind zumeist Drüsen des Hinterleibes oder auch der Enddarm. Bei vielen Ameisen, so Atta, Tetramorium und Leptogenys, dient ein Sekret der Giftdrüsen als Spurstoff. Solenopsis saevissima verwendet eine Substanz aus der Dufourdrüse, Dolichoderinen erzeugen ihr Spurpheromon in einer eigenen abdominalen Drüse, der Pavanschen Drüse, die Gattung Cremastogaster hat Spurstoffdrüsen in den Tibien der Hinterbeine entwickelt. Enddarminhalt wird vor allem von Formicinen, Formica und Lasius, zum Spuren verwendet (65). Bei Termiten liefern ventrale Drüsen im Bereich der Intersegmentalhäute zwischen den Segmenten 4 und 5 Spurstoffe, die z. B. zur Rekrutierung von Nestgenossen eingesetzt werden, wenn eine Beschädigung am Nest zu reparieren ist (93). Schließlich markieren stachellose Bienen (Kap. 4.2) Flugbahnen durch Sekrete der Mandibeldrüsen (168).

c) Die chemische Beschaffenheit der Spursubstanzen ist erst in einigen Fällen geklärt. Eine Übersicht findet sich bei Ritter und Persoons (132). Blattschneiderameisen der Gat-

tung Atta verwenden ein Alkaloid, Methyl-4-methylpyrrol-2-carboxylat, als Spursekret, bei Pharaoameisen wurden ebenfalls u. a. spurwirksame Alkaloide festgestellt. Lasius fuliginosus hat Hexansäure und ihre $C_7$-$C_{12}$-Homologen, also gesättigte Fettsäuren, im Spurpheromon. Deren geringe Flüchtigkeit stimmt mit der Langlebigkeit der Spur gut überein.

Die Analyse der Substanzen ist allerdings vielfach erschwert durch die außerordentlich geringen Sekretmengen. Bei Solenopsis richteri bewirkt eine Menge von $10^{-14}$ g/cm bereits Spurfolgeverhalten. Mit einem Gramm der Substanz könnte eine Spur von 1 Milliarde km Länge markiert werden (36).

d) Der Informationsgehalt einer Spur ist ein weiteres Problem. Natürlich ist damit die Richtung des Zieles vom Nest aus genau festgelegt. Zusätzlich kann die Spur Informationen über die Qualität etwa einer Nahrungsquelle enthalten. Je mehr Tiere erfolgreich zum Nest zurückkehren, desto stärker wird die Spur markiert. Aber auch ein einzelnes Individuum kann bereits je nach Güte der Futterquelle differenzierte Spuren legen. Läßt man Arbeiterinnen von Solenopsis geminata über berußte Glasplatten zum Nest laufen, so sind bei einer unergiebigen Futterquelle nur Fußspuren zu beobachten, während bei besseren Futterquellen Schleifspuren der Borsten des Hinterleibendes oder, bei sehr ergiebiger Futterquelle, eine durchgehende Stachelspur sichtbar werden (54). Entgegen früheren Vermutungen hat sich jedoch gezeigt, daß eine solche Spur nicht polarisiert ist, d. h., eine seitlich auf die Spur treffende Ameise kann nicht daran erkennen, in welche Richtung sie zum Nest bzw. zur Futterquelle führt (36).

e) Duftspuren sind in der Regel artspezifisch. Dies erscheint sinnvoll, da ja nicht gerade konkurrierende Arten zu einer Nahrungsquelle geführt werden sollen. Allerdings gibt

es Ausnahmen: Lasius fuliginosus folgt den Spursekreten von L. niger und L. emarginatus, die ihrerseits die Spur von L. fuliginosus jedoch nicht „verstehen“ (53).

f) Es stellt sich schließlich die Frage, wie eine Ameise oder Termite die Spur überhaupt liest. Auch dies wurde besonders intensiv bei Lasius fuliginosus untersucht (53). Die Spur wird danach nicht etwa direkt mit den Fühlern abgetastet, sondern die Ameise nimmt mit Geruchsrezeptoren auf den Antennen das Duftfeld wahr, das sich über der Spur entwickelt. Geschickte Versuche haben gezeigt, daß die Tiere sich auf der Spur osmotropotaktisch orientieren, d. h. gleichzeitig die Duftkonzentration mit der linken und rechten Antenne messen und vergleichen. Sie stellen sich so ein, daß auf beiden Seiten gleiche Duftkonzentrationen vorliegen. Einseitig fühleramputierte Ameisen konnten sich allerdings auch klinotaktisch orientieren, sie tasteten mit dem verbliebenen Fühler abwechselnd links und rechts das Duftfeld ab. Daraus resultierte ein deutlich langsamerer, mehr pendelnder Lauf. Mit überkreuzt verklebten Antennen hatten die Ameisen erhebliche Schwierigkeiten, der Spur zu folgen. Sie wurden bei Abweichungen von der Spur über die Richtung der Abweichung getäuscht und mußten häufig Suchschleifen laufen, bis sie zu ihr zurückfanden.

Ein weiterer Verhaltensbereich, in dem chemische Kommunikation eine große Rolle spielt, ist die Nestverteidigung. Nahezu bei allen höheren sozialen Insekten gibt es Alarmpheromone, die ein Tier in Gefahrensituationen abgibt und die andere Nestgenossen warnen oder zur Verteidigung herbeirufen. Nur wenige Beispiele aus der Vielzahl bekannter Fälle sollen hier erwähnt werden. So entläßt die Honigbiene aus dem Stachelrinnenpolster, einem Teil des Stachelapparates, Isoamylazetat als Alarmstoff (168) und reizt andere Bienen damit zum Stich. Da der Stachelapparat nach dem Stich in der

Wirbeltierhaut steckenbleibt, markiert das am Opfer verbleibende Stachelrinnenpolster das Ziel für weitere Angriffe. Ähnliche Wirkung hat das im Giftsekret selbst enthaltene Alarmpheromon von Wespen. Gereizte Wespen spritzen sogar Gift in feinen Salven über 1–3 cm Entfernung auf den Gegner (110). Bei Ameisen werden Alarmstoffe aus Mandibel- und Giftdrüsen (Myrmicinen), zusätzlich aus den Dufourdrüsen (Formicinen), sowie, bei Dolichoderinen, aus den Analdrüsen freigesetzt. Zahlreiche Alarmsekrete sind bereits analysiert (58). So dient bei Formicinen die Ameisensäure nicht nur als Wehr-, sondern auch als Alarmstoff, doch wirken zahlreiche weitere Substanzen aus Gift- und Dufourdrüse zum Teil synergistisch und verstärken die Reaktion auf die Ameisensäure. Terpenoide wie Citronellal, Citral, 2,6-dimethyl-5-heptenal u. a. werden von Lasius bzw. Acanthomyops als Alarmstoffe in den Mandibeldrüsen erzeugt. Allgemein dienen häufig einfach gebaute Terpene, Ketone, Aldehyde, Alkohole und Alkane mit relativ geringen Molekulargewichten als Alarmsubstanzen. Dies steht im Einklang mit ihrer Funktion unter natürlichen Bedingungen (36). Die Substanzen sind flüchtig, so daß ein Alarm sich rasch ausbreitet, andererseits aber auch nicht unnötig lange aufrechterhalten wird.

So besitzt die Alarmsubstanz einer Arbeiterin von Pogonomyrmex badius eine Reichweite („active space") von nur 6 cm. Dieser Radius ist 13 Sek. nach der Alarmierung erreicht, nach 35 Sek. erlischt die Alarmwirkung. Bei anhaltender Störung kann der Alarm durch weitere Tiere verstärkt und aufrechterhalten werden (168). Die Mischung verschiedener Alarmsubstanzen kann insofern von Bedeutung sein, als der flüchtigste Anteil des Sekretes zunächst nur Aufmerksamkeit beim Empfänger bewirkt und eventuell eine Hinwendung zur Duftquelle. Ein zweiter Bestandteil löst das Hinlaufen aus,

ein dritter, wenig flüchtiger, das Zubeißen oder -stechen. Eine Ameise wird so im Duftfeld zum Zentrum und zum Ort des Geschehens dirigiert (29).

Weitere Beispiele für chemische Kommunikation finden sich in Form des Nestgeruches. Jedes Volk der meisten sozialen Insektenarten scheint einen eigenen Stock- oder Nestgeruch zu haben, anhand dessen nestfremde Individuen, auch der eigenen Art, identifiziert werden können. Solche Eindringlinge werden in der Regel vertrieben oder umgebracht. Bei den Duftstoffen scheint es sich um Oberflächenpheromone zu handeln, doch ist über ihre Natur noch wenig bekannt. Bei Waldameisen konnte das Pheromon mit Äther oder Alkohol abgewaschen und auf andere Tiere übertragen werden (98). Bei Honigbienen scheint der spezifische Volkduft zum Teil auf unterschiedlicher Nahrung zu beruhen, d. h. zumindest einzelne Komponenten werden aus der Umgebung aufgenommen. Andererseits muß man annehmen, daß verschiedene Völker auch genetisch bedingt unterschiedliche Oberflächenpheromone entwickeln. Die Frage ist dabei, ob unter den Millionen von Völkern einer Spezies jedes seine eigene Duftmischung besitzt und sich darin von jedem anderen Volk unterscheidet oder ob eine begrenzte Anzahl von unterschiedlichen „Duftgruppen“ vorkommt. Auf letzteres lassen Versuche von Hangartner (168) schließen, der bei Lasius fuliginosus und Lasius niger fand, daß man gelegentlich Tiere aus zwei Völkern (jeweils derselben Art) zusammensetzen konnte, ohne daß die üblichen Feindseligkeiten ausbrachen.

Der Volk- oder Nestgeruch wird ganz offensichtlich von Jungtieren erlernt. Bei Ameisen spricht man von einer Prägung (77) auf den Geruch der Brut, die sie später zu pflegen haben. In zahlreichen Versuchen gelang es, Ameisen im Larven- oder Puppenstadium nicht nur in fremde Nester der ei-

genen Art, sondern auch anderer Arten, ja Unterfamilien, zu bringen. Nach dem Schlupf integrieren sich diese Tiere vielfach in die völlig fremde Sozietät, d. h. nicht nur sie selbst müssen auf den fremden Koloniegeruch geprägt werden, auch das „Wirtsvolk“ muß sich an die Duftstoffe der neuen Koloniemitglieder „gewöhnen“. Es wurde bereits erwähnt, daß dieses System eine wesentliche Voraussetzung für die Lebensweise von sklavenhaltenden Ameisen darstellt.

Interspezifisch wirksame chemische Signale wurden im Bereich des Nahrungserwerbs bei Pharaoameisen und bei der Diebsameise Diplorhoptrum fugax nachgewiesen (64). Sie beschmieren Futterquellen mit dem Sekret ihrer Giftdrüsen, das eine starke Repellent-Wirkung für andere Ameisenarten hat. Die Diebsameise sichert sich auf diese Weise den ungestörten Zugang zur Brut fremder Ameisenvölker, um diese zu Nahrungszwecken abzutransportieren.

Chemische Kommunikation spielt schließlich, wie bei vielen solitären Tierarten, auch bei den sozialen Insekten eine große Rolle im Bereich des Sexualverhaltens. Beispiele wurden bereits bei den Termiten (Kap. 5) und den Bienen (Kap. 4.2) erwähnt. Während bei der Honigbiene die 9-oxo-trans-2-decensäure, die “queen substance” im Mandibeldrüsensekret der Königin als Sexuallockstoff identifiziert werden konnte, ist über die chemische Natur der Termitensexualpheromone (145) und der von Ameisen noch nichts bekannt. Die Jungköniginnen einer ganzen Anzahl von Ameisenarten, vor allem unter den Myrmicinen, verwenden Giftdrüsensekret, um damit die Männchen anzulocken (15). Oft zeigen sie dabei ein charakteristisches Locksterzelverhalten (Abb. 44). Bei Harpagoxenus sublaevis wird dasselbe Giftdrüsensekret zur Tandemrekrutierung eingesetzt. Die Pharaoameise stimuliert Männchen zur Kopula durch ein Sekret der Dufourdrüse und einer weiteren Drüse im Bereich der



Abb. 44: „Locksterzelverhalten“ einer begattungsbereiten Jungkönigin der Ameise Doronomyrmex pacis.

Vagina. Camponotus-Männchen veranlassen die Weibchen mittels Mandibeldrüsensekret zum Ausschwärmen aus dem Nest. Die flügellosen Weibchen von Rhytidoponera metallica exponieren eine Tergaldrüse am Hinterleibsende, ebenfalls in einer Sterzelhaltung, und locken damit die fliegenden Männchen an (67).

Die Aufklärung der chemischen Kommunikation insgesamt ist das zur Zeit wohl am schnellsten wachsende Gebiet der Forschung über soziale Insekten.

# 9. GRUNDLAGEN DER EVOLUTION VON INSEKTENSTAATEN

Sozialleben ist sicher eine abgeleitete, hochspezialisierte Lebensform. Bei der Suche nach ihren Ursprüngen und Vorläufern sind verschiedene Fragen von Interesse. Zum einen kann man versuchen, die Stammesgeschichte der einzelnen Insektengruppen mit sozialen Arten zu rekonstruieren und deren solitäre Ahnen zu bestimmen. Zum zweiten interessiert der zeitliche Ablauf der Evolution in diesen Gruppen, und zum dritten schließlich kann man nach den Evolutionsmechanismen fragen, nach den Vorgängen, den Selektionsfaktoren, die zur Entstehung eusozialen Verhaltens geführt haben.

Die erste Frage nach den solitären Vorfahren ist für Termiten recht sicher zu beantworten. Ihre Ahnen sind unter den Schabenartigen (O. Blattodea) zu suchen (Kap. 5). Darauf deuten Übergangsformen hin wie etwa Schaben aus der Familie Cryptocercidae, die mit primitiven Termiten zahlreiche morphologische Übereinstimmungen aufweisen und deren Darmsymbionten mit denen der Termiten nahe verwandt sind (168). Die ursprünglichste Termite, Mastotermes darwiniensis, legt ihre Eier in Paketen ab, die den Ootheken der Schaben gleichen. Auch im Bau der Flügel liegen bei dieser Art noch schabenähnliche Merkmale vor.

Bei Apoidea und Vespoidea sind innerhalb dieser Überfamilien jeweils zahlreiche solitäre und präsoziale Arten bekannt, so daß auch hier die Abstammung der sozialen Gruppen recht klar zu erkennen ist. Für Einzelheiten, die hier zu weit führen würden, sei auf Wilson (168) bzw. Michener

(118) verwiesen. Festzuhalten ist, daß man allein bei den Bienenartigen acht Evolutionslinien von solitärer zu eusozialer Lebensweise gefunden hat. Insgesamt soll sich die Bienenverwandtschaft von Sphecoidea, Grabwespen, ableiten, die ihrerseits ebenso wie Vespoidea und die Ameisen auf die Gruppe der Scolioidea zurückgeführt werden (Abb. 45), einer Überfamilie, die unter anderen die Dolchwespen und Bienenameisen (Mutillidae) umfaßt. Da unter den Formicoidea keine solitären Arten bekannt sind, ist ihre Ableitung am wenigsten gesichert.

Zum zweiten Komplex, zur Frage nach dem zeitlichen Ablauf der Evolution der sozialen Insekten, wurden gerade in jüngster Zeit einige aufschlußreiche Fossilien entdeckt. Es ist lange bekannt, daß die ersten geflügelten Insekten im Karbon, also in der Steinkohlezeit vor 380–250 Mill. Jahren auftauchen. Im Perm (280–230 Mill. Jahre) lassen sich die ersten Holometabolen, also Insekten mit vollkommener Verwandlung, nachweisen. Im Mesozoikum und hier besonders im Jura (180–135 Mill. Jahre) entfalten sich zusammen mit den Blütenpflanzen die Insekten und speziell die auf Blütenbesuch spezialisierten Hymenopteren. Bereits am Ende des Mesozoikums, in der Kreidezeit (135–65 Mill. Jahre), finden wir die ersten eindeutig hochsozialen Insekten. Die ältesten fossilen Termiten werden auf etwa 100 Mill. Jahre datiert, und die

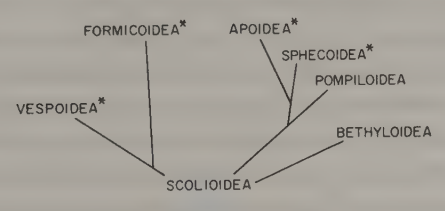



Abb. 45: Verwandtschaftsbeziehungen der großen Gruppen aculeater Hymenopteren. Ein Stern bezeichnet Gruppen, in denen eusoziales Verhalten entwickelt wurde. Aus: (168).

erste mesozoische Ameisenart stammt ebenfalls aus dieser Zeit. Sie wurde 1965 in New Jersey, USA, in einem Bernsteinklumpen gefunden und unter dem Namen Sphecomyrma freyi beschrieben (171). Die zwei Exemplare sind eindeutig Ameisenarbeiterinnen, die aufgrund ihrer Merkmalskombination wohl an die Basis eines Teils der rezenten Ameisenunterfamilien gestellt werden können. Ältere fossile Hymenopteren, allerdings nicht soziale, sind nur aus der Trias (195 Mill. Jahre) bekannt. Die meisten fossilen Ameisen sind wesentlich jünger, viele stammen aus tertiären Bernsteinen mit einem Alter um 30 Mill. Jahre oder weniger. Zahlreiche Arten aus dieser Zeit gehören zu noch heute lebenden Gattungen wie Lasius, Iridomyrmex, Camponotus, Formica. Ein besonders eindrucksvolles Fossil stellt ein 1964 beschriebenes Nest der Weberameisengattung Oecophylla dar. Es fand sich in untermiozänem Seeton in Kenya und enthielt fossilisierte Stapel von Larven, wie sie für rezente Oecophylla charakteristisch sind. Auch der Polymorphismus der Arbeiterinnen entspricht dem heute lebender Arten dieser Gattung (172).

Soziale Organisationsformen der Insekten sind somit über Millionen von Jahren stabil geblieben, und vielleicht sagt Wilson zu Recht, daß die Grenzen der Evolutionsmöglichkeiten des Insektengehirns und damit ihres Verhaltens bereits vor 50 bis 100 Mill. Jahren erreicht waren.

Das dritte und wichtigste Problem im Zusammenhang mit der Evolution eusozialer Insekten ist die Frage nach der genetischen Grundlage, nach den Selektionsmechanismen, die eine Entstehung altruistischer Verhaltensweisen ermöglichten. Das Normalverhalten jedes Individuums zielt ja in der Regel darauf, möglichst viele Nachkommen zu haben, die Präsenz seiner eigenen Gene in der nächsten Generation zu sichern, auch gegen den Konkurrenzdruck der Artgenossen.

Natürlich handelt kein Tier „bewußt" nach dieser Maxime, aber die Vorfahren aller im Augenblick lebenden Tiere (und Menschen) waren in diesem Sinne erfolgreich. Ein Individuum, das sich nicht fortpflanzt, hinterläßt keine Nachkommen, seine Gene verschwinden mit seinem Tode. Gene oder Erbanlagen, die ein Tier dazu bringen, daß es sich selbst nicht fortpflanzt, sondern statt dessen die Vermehrung von Artgenossen fördert, sollten somit nicht lebensfähig sein. Dennoch gibt es bei sozialen Insekten solche Gene, die ihre Träger nicht nur zu einem Dasein als sterile Arbeiterinnen bzw. Arbeiter programmieren. Manchmal opfern solche Tiere sogar ihr Leben für die Artgenossen, für das Volk, wie etwa die Bienen, die bei der Feindabwehr ihren Stachelapparat einbüßen und sterben. In jüngerer Zeit haben sich mehrere Autoren mit diesem Problem beschäftigt. Das Ergebnis sind drei Theorien, die alle nicht endgültig bewiesen sind, die aber dennoch eine Vielzahl interessanter Aspekte aufzeigen können und möglicherweise den Schlüssel zu einem Verständnis der Evolution altruistischen Verhaltens darstellen.

Auf der Basis von Berechnungen von W. D. Hamilton (51, 52) gründet sich die Theorie der Verwandtschaftsselektion (Kin selection). Sie geht davon aus, daß Altruismus und Sozialverhalten nur zwischen genealogisch eng verwandten Individuen auftreten kann, zwischen Individuen, die aufgrund ihrer Abstammung von gemeinsamen Eltern oder Vorfahren wesentliche Anteile ihres Genbestandes in Form identischer Kopien besitzen. Dies hat sich mit Erfolg in zahlreichen Fällen sozialen Verhaltens bei Säugern (Wölfen, Löwen, Affen), bei Vögeln, brutpflegenden Fischen und natürlich sozialen Insekten zeigen lassen. Auf mehrere populärwissenschaftliche Bücher zu diesem Thema, so von R. Dawkins (35) oder W. Wickler und U. Seibt (166) sowie auf E. O. Wilsons ›Sociobiology‹ (169) sei eigens hingewiesen.

Ausgangspunkt der Theorie ist die Überlegung, daß Gene ihre Fortpflanzung auf verschiedene Weise zu beeinflussen vermögen. Sie können zum einen dafür sorgen, daß ihr Träger, das Individuum, möglichst viele direkte Nachkommen (mit entsprechend vielen Kopien dieser Erbanlagen) sicher bis zu deren Fortpflanzungsfähigkeit bringt. Solche Gene würden also die individuelle Eignung oder „klassische Fitness" ihres Trägers optimieren, sie wären als „egoistisch" zu betrachten.

Eine andere Möglichkeit besteht darin, daß Gene sich sozusagen nach Trägern identischer Kopien ihrer selbst „umsehen" und dafür sorgen, daß diese maximal vermehrt werden. Der Träger „altruistischer" Gene müßte also anderen Individuen, die Träger identischer Gene sind, bei deren Fortpflanzung helfen. – Hier wird bewußt so argumentiert, als könnten Erbanlagen weitsichtig planend handeln. Dies ist natürlich ein didaktischer Kniff, der es erleichtert, die Konsequenzen zu überlegen. In Wirklichkeit können wir nur versuchen zu rekonstruieren, unter welchen Bedingungen bestimmte Erbanlagen von der Selektion verworfen wurden oder sich in Konkurrenz mit anderen behaupten konnten. Die wissenschaftlich korrekte Formulierung ist aber viel umständlicher und gedanklich viel schwerer nachzuvollziehen. Auch der Begriff „Gen" steht hier der Einfachheit halber für zum Teil sicher komplexe Erbanlagen.

Es läßt sich berechnen, daß bei normalen Fortpflanzungsverhältnissen diploider Organismen jedes Individuum von Vater und Mutter je die Hälfte seiner Gene bezieht, mit den Eltern also einen Verwandtschaftskoeffizienten von $r = 1/2$ hat. Auch Geschwister aus der Nachkommenschaft eines Elternpaares sind durchschnittlich mit $r = 1/2$ miteinander verwandt, in zwei Geschwistern liegen etwa 50 % der Gene in Form identischer Kopien vor. Unter gewissen Umständen

könnte ein Gen seine eigene Vermehrung dadurch sicherstellen, daß es seinen Träger zum Altruisten macht, der den Eltern hilft, weitere Geschwister zu erzeugen, von denen jedes zweite ja eine Kopie dieses Gens trägt. Nach dieser Vorstellung könnte ein Gen für Altruismus also immer da erhalten bleiben, wo die sonstigen Umstände so geartet sind, daß das altruistische Verhalten anderen Trägern dieses Gens, also nahen Verwandten, zugute kommt und wo diese Kooperation letztlich zu einem größeren Fortpflanzungserfolg führt als die individuelle, egoistische Reproduktion jedes einzelnen Individuums.

Die sozialen Hymenopteren eignen sich nun ganz besonders dafür, dieses Konzept anzuwenden, ja, es wurde sogar an ihnen entwickelt. Der Grund liegt in der haplo-diploiden Geschlechtsbestimmung der Hautflügler (Kap. 4), die zu asymmetrischen Verwandtschaftsverhältnissen führt. Hymenopterenmännchen sind haploid, jedes Männchen kann also nur Spermien mit identischen Chromosomensätzen produzieren. Ein Männchen kann auch, da es parthenogenetisch aus einem unbefruchteten Ei entstand, nur Gene seiner Mutter weitergeben.

Ein Hautflüglerweibchen ist unter diesen Umständen mit seiner Tochter mit $r = 1/2$ verwandt. Mit einer Schwester ist ein Weibchen dagegen mit $r = 3/4$ verwandt. Schwestern haben vom Vater $1/2$ ihrer Gene gemeinsam, dazu durchschnittlich $1/4$ von der Mutter.

Ein Weibchen kann somit mehr Kopien der eigenen Gene erzeugen, wenn es seiner Mutter hilft, weitere Schwestern (mit $r = 3/4$) zu erzeugen, als wenn es in gleicher Anzahl eigene Töchter (mit $r = 1/2$) produziert.

Dies schien der Grund dafür zu sein, daß gerade bei den Hymenopteren eusoziales Verhalten so oft konvergent entstanden ist, während es unter allen anderen Insektenord-

nungen mit normal diploiden Männchen und Weibchen nur einmal, bei den Termiten, auftrat.

Die Verwandtschaftsselektionstheorie ließ Prognosen zu, die teilweise auch bestätigt werden können.

- So sollte es keine männlichen Arbeiter geben, denn Männchen haben zu ihrer Mutter ein Verwandtschaftsverhältnis von $r = 1/2$, zu Schwestern von $r = 1/4$. Sie sollten also kein Interesse daran haben, Geschwister aufzuziehen. Dies trifft bei allen sozialen Hautflüglern zu, es gibt nur Arbeiterinnen.
- Weibchen sollten bestrebt sein, Söhne statt Brüder aufzuziehen. Ihre Verwandtschaft zu Söhnen ist $r = 1/2$, zu Brüdern nur $r = 1/4$. Auch hierfür lassen sich Belege finden. Viele Hymenopteren-Arbeiterinnen tendieren dazu, unter Umständen Eier zu legen, aus denen sich Männchen entwickeln.
- Jede Königin sollte nur von jeweils einem Männchen begattet werden, da schon bei einer Insemination durch zwei nichtverwandte Männchen der Effekt der engen Verwandtschaft der Arbeiterinnen aufgehoben wäre. Diese Voraussage stimmt weitgehend, doch gibt es zahlreiche Ausnahmen, so etwa die Honigbiene. Ihre Königin paart sich mit mehreren Drohnen.
- Die Sozietäten sollten monogyn sein, da sonst Arbeiterinnen eventuell für Larven arbeiten, die überhaupt nicht mit ihnen verwandt sind. Allerdings ist bekannt, daß etwa die Hälfte aller Ameisenarten in irgendeiner Form polygyn ist (13). Auch bei tropischen Bienen und Wespen scheint Polygynie nicht selten vorzukommen (162). Als Hilfshypothese hat man angenommen, daß die Königinnen in polygynen Sozietäten Schwestern oder jedenfalls nahe Verwandte sein müßten. Dies ist jedoch höchst ungewiß.

Trivers und Hare (150) haben dann 1976 gezeigt, daß die Theorie von Hamilton ohnehin modifiziert werden muß. Sie stellten fest, daß zwar die Verwandtschaft von Arbeiterinnen zu weiblichen Larven (bei Monogynie und Einmalbegattung der Königin) $r = 3/4$ beträgt, zu männlichen Larven (Brüdern) $r = 1/4$, daß dies aber zusammen eine durchschnittliche Verwandtschaft von $r = 1/2$ zu den Larven ergibt. Sie folgerten, daß die Arbeiterinnen zwischen männlichen und weiblichen Larven unterscheiden und etwa im Verhältnis 3:1 mehr in letztere investieren müßten, um der Verwandtschaftsselektionstheorie zu entsprechen. Viele Hymenopterenarten produzieren nun Männchen und Weibchen im Zahlenverhältnis 1:1. Doch sind die Jungköniginnen in der Regel größer, haben ein etwa dreifach höheres Trockengewicht als die Männchen. Dies schien der Nachweis für die geforderte höhere Investition in die Weibchen zu sein, wenngleich die von den Autoren verwendeten Daten nicht optimal waren und die Berechnungen auf Kritik stießen (33).

Eine zweite Theorie, die der „Ausbeutung" oder "parental manipulation" (57, 119), geht davon aus, daß die Selektion an der Königin, bzw. bei Termiten am Königspaar, ansetzt. Ein solitäres Hymenopterenweibchen kann eine bestimmte Anzahl fertiler und reproduktiver Töchter aufziehen. Wenn ein solches Weibchen auf irgendeine Weise einen Teil der Töchter zwingen könnte, beim Nest zu bleiben und ihrer Mutter zu helfen, eine größere Anzahl von reproduktiven Töchtern zu erzeugen, so wäre dieses Weibchen erfolgreicher als bei solitärer Lebensweise, die „Ausbeutung" eines Teils der Töchter durch ihre Mutter könnte von der Selektion stabilisiert werden. Auch diese Theorie hat verschiedene Aspekte: Mehrfachbegattung der Königin hätte, anders als bei der Verwandtschaftsselektion, keine negativen Auswirkungen. Andererseits kann die Ausbeutungstheorie nicht erklären,

weshalb gerade bei den Hymenopteren Eusozialität so oft entstanden ist.

Als dritte Möglichkeit wird schließlich die Evolution von eusozialem aus mutualistischem Verhalten diskutiert. Lin und Michener (100) haben dazu zahlreiche Beispiele dargestellt, insbesondere unter primitiv-sozialen Bienen. Mutualistisches Verhalten dient, ohne einschneidende Opfer, ohne wesentliche Verringerung der Fitness eines Partners, zum beiderseitigen Nutzen der Beteiligten, die damit auch nicht nahe verwandt sein müssen. Vorteile ergeben sich aus mutualistischer Kooperation etwa schon, wenn sich mehrere brutpflegende Weibchen in einem Nest gruppieren und jeweils eines oder einige anwesend sind, um Räuber oder Parasiten fernzuhalten, während die anderen auf Nahrungssuche gehen (kommunales Stadium). Bei gemeinsamer Brutpflege wäre ein weiterer Vorteil, daß die Brut eines Weibchens bei dessen Ausfall nicht verkommt, sondern eventuell von den anderen mitbetreut wird. Eine solche Gruppierung würde das quasisoziale Stadium repräsentieren (Kap. 3).

Natürlich ist dagegen einzuwenden, daß ein derartiges System sofort von Täuschern parasitiert wird, von Individuen, die etwa ihre Brut einer ersten Gruppe überlassen, sich dann einer zweiten anschließen usw.; sie könnten sich sogar artlich abgrenzen und zu echten Parasiten werden. Dies scheint allerdings auch nicht selten tatsächlich zu geschehen (Kap. 10.2).

Die mutualistische, eventuell gemeinsam brutpflegende Sozietät hat noch keine reproduktive Arbeitsteilung. Dieser weitere Schritt in Richtung Eusozialität ist in vielen primitivsozialen Bienengruppen zu beobachten, so in den Gattungen Halictus und Lasioglossum (118). Alle Übergänge von semisozialen bis eusozialen Organisationsformen wurden in diesen Gruppen gefunden. Nicht selten werden Kolonien von

Halictinen nicht von einzelnen Weibchen im Frühjahr gegründet, sondern von mehreren gemeinsam. In der Regel wird dann ein Weibchen fertil, während die anderen ihre Ovarien nur wenig entwickeln und als „Helfer" oder im Extrem als Arbeiterinnen zu bezeichnen sind. Die semisoziale Sozietät entwickelt sich dann weiter zur primitiv-eusozialen, wenn die „Helfer" gestorben sind und die überlebende Königin mit eigenen Arbeiterinnen zusammenlebt. Was aber kann die „Helfer" oder "joiners" veranlassen, sich einem "acceptor" unterzuordnen, einem Weibchen, mit dem sie oft auch nicht näher verwandt sind? Michener (118) gibt dazu einige plausible Erklärungen. So bauen Gruppen von gründenden Weibchen schneller ein Nest als Einzeltiere, sie kommen rascher zur Aufzucht von Brut, das Nest ist sofort besser vor Feinden und Parasiten geschützt. Selbst wenn ein joiner in dieser Situation nur wenig reproduktiv wird im Vergleich zum acceptor, kann dies mehr Fortpflanzungserfolg bedeuten als eine selbständige Koloniegründung des joiners, die später scheitert. Und insbesondere die schwächeren, kleineren Weibchen, die allein ohnehin geringe Chancen hätten, gesellen sich bevorzugt bereits in Gründung befindlichen Nestern stärkerer Tiere bei. Man nimmt an, daß bereits auf dieser Stufe die Selektion den Polymorphismus und die Verhaltensunterschiede zwischen joiners und acceptors fördert, so daß ihre Gruppierungen häufiger werden konnten. Von hier aus könnten sich dann eusoziale Formen entwickelt haben, die ihre joiners, Arbeiterinnen, selbst erzeugen.

Eine Entscheidung zugunsten einer der drei diskutierten Theorien, Verwandtschaftsselektion, Ausbeutung oder Mutualismus als Basis für die Evolution eusozialen Verhaltens, ist derzeit nicht möglich. Sehr wahrscheinlich sind alle drei beteiligt, sie schließen sich nicht gegenseitig aus. Allein bei den Bienen nimmt Michener (118) an, daß etwa die Allodapi-

nen auf dem subsozialen Weg, das heißt aus Mutter-Töchter-Familien, die eusoziale Stufe erreichten, während er für manche Halictinen den subsozialen Weg, für andere den semisozialen, über mutualistische Gruppierungen, für möglich hält.

In jedem Fall scheinen für die Evolution der hochsozialen Insekten eine ganze Reihe von Vorbedingungen notwendig zu sein, etwa die Bindung an ein Nest, Langlebigkeit der Adulten (so daß sich Angehörige mehrerer Generationen begegnen können), Erkennungssysteme für Angehörige der eigenen Familie oder des Volkes (Nestgeruch) und verschiedene andere (33).

# 10. WECHSELBEZIEHUNGEN ZWISCHEN INSEKTENSTAATEN

Die Völker sozialer Insekten können vielfältig miteinander in Beziehung treten. Prinzipiell sind intraspezifische Relationen zwischen Staaten derselben Art und interspezifische zwischen den Angehörigen von Staaten verschiedener Arten zu unterscheiden. Zu den letzteren gehören Räuber-Beute-Beziehungen, wenn etwa Heeresameisen Termitennester überfallen oder Hornissen in Bienenstöcke eindringen, um Brut und Honig zu rauben. Die große Zahl bekannter Beispiele soll hier nicht näher aufgelistet werden, es sei auf Brian (9) sowie Wilson (168) verwiesen.

Interessanter für das Verständnis sozialer Insekten sind die intraspezifischen Wechselwirkungen, Konkurrenz und Territorialverhalten, sowie die Beziehungen zwischen Insektenstaaten und ihren Gästen und Parasiten.

## *10.1 Intraspezifische Konkurrenz und Territorialverhalten*

Da Insektenstaaten stets zeitweilig oder dauernd einen festen Wohnplatz, ein Nest besiedeln und folglich auch auf ein umliegendes Gebiet zur Nahrungsbeschaffung angewiesen sind, ist zu erwarten, daß sie ähnlich wie andere ortsgebundene Tiere ihr Territorium gegen Eindringlinge und Konkurrenten abgrenzen oder verteidigen. Insbesondere der gleichen Art angehörige Völker können sich stärkste Konkurrenz machen, da sie ja identische ökologische Nischen besetzen,

auf dieselben Nahrungsquellen, Nistplätze etc. spezialisiert sind.

Die Ausschaltung von Konkurrenten macht sich dabei besonders unter den Ameisen sehr stark bereits gegenüber jungen Königinnen in deren Koloniegründungsphase bemerkbar. Von den je nach Art etlichen tausend bis vielen hunderttausend Jungköniginnen, die ein monogynes Ameisenvolk im Laufe einer vielleicht zwanzigjährigen Existenz erzeugt, muß nur eine einzige in dieser Zeit erfolgreich eine neue Kolonie gründen, um die Population auf gleicher Dichte zu halten (Kap. 7). Alle anderen werden zwar zum großen Teil von Räubern, anderen Ameisenarten, oder durch ungünstige Umweltbedingungen eliminiert. Ein erheblicher Anteil der begatteten Jungköniginnen jedoch fällt den Arbeiterinnen von vorhandenen Völkern der eigenen Art zum Opfer.

Regelrechte Kriege sind immer wieder bei der Rasenameise Tetramorium caespitum zu beobachten. Sie brechen oft im Frühjahr aus, vielleicht wenn benachbarte Völker nach der Winterruhe ihre Umgebung aufs neue erkunden und ihre Territorien bilden wollen. Mabelis (104) legte eine umfangreiche Studie über das Territorialverhalten von Formica polyctena vor; auch bei dieser Art finden die Auseinandersetzungen zumeist im Frühjahr statt. Selbst innerhalb einer großen Superkolonie von Waldameisen kann es danach Gruppen von Völkern geben, die gegenüber benachbarten Gruppen territoriale Grenzen aufrechterhalten, insbesondere wenn relativ wenig Proteinnahrung zur Verfügung steht.

Bei einer amerikanischen Honigameise der Gattung Myrmecocystus kommt es sogar zu regelrechten Kommentkämpfen: Arbeiterinnen von zwei benachbarten Nestern werden zur gemeinsamen Territoriumsgrenze rekrutiert. Doch anders als die meisten übrigen Ameisenarten kämpfen sie dort nicht miteinander, sondern zeigen eine Art Imponierverhal-

ten, laufen auffallend hochbeinig, betrillern sich mit den Antennen, heben die Gaster an und schieben sich gegenseitig seitwärts weg. Dieses Turnier kann tagelang anhalten, aber schließlich wird das schwächere Volk vom stärkeren meist überrannt, seine Königinnen getötet und die Brut, junge Arbeiterinnen und „Honigtöpfe" (Speichertiere, vgl. Kap. 4.3) in das siegreiche Volk integriert (66).

Bei Bienen und Wespen sind solche territorialen Verhaltensweisen weniger ausgeprägt. Eine vergleichende Übersicht findet sich in Hermann (57). Danach sind auch bei Termiten unter natürlichen Umständen eher Mechanismen entwickelt, die territoriale Kämpfe verhindern, während in experimentellen Situationen beim Mischen von Tieren aus verschiedenen Nestern durchaus heftige Kämpfe ausbrechen.

## *10.2 Sozialparasitismus*

Zu den überraschendsten und anregendsten Wechselbeziehungen von Insektenstaaten gehört der Sozialparasitismus, der Parasitismus einer Insektenart bei einer anderen, selbständigen Species. Anders als in der angloamerikanischen Literatur, wo als social parasitism oder gar social symbiosis oft auch die Beziehungen solitärer Parasiten und Gäste (vgl. Kap. 11.1) zu ihren sozialen Wirten aufgefaßt werden, wollen wir unter diesem Begriff nur Parasitierung einer Sozietät durch eine andere, ebenfalls zumindest ursprünglich sozial lebende Art verstehen. Arten, die aufgrund ihres eigenen Sozialverhaltens naturgemäß besonders dafür prädestiniert sind, nutzen hierbei die sozialen Leistungen einer anderen Art zum eigenen Vorteil und zum Schaden der Wirtsart.

Derartiger Sozialparasitismus fehlt bei Termiten fast völlig,

tritt aber in allen größeren Gruppen sozialer Hymenopteren auf.

In den Termitengattungen Ahamitermes, Incolitermes und Termes kommen Arten vor, die in den Wänden der Nesthügel anderer Arten leben und sich zum Teil von dem Kartonnestmaterial ernähren. Die geflügelten Geschlechtstiere von Incolitermes pumilis z. B. dringen gelegentlich auch kurzzeitig in die Galerien der Wirtsart ein und fliegen mit den Coptotermes-Geschlechtstieren zum Hochzeitsschwarm aus. Termes insitivus wurde in den Galerien von Nasutitermes magnus gefunden, und zwar nur in Form von Nymphen und Geflügelten. Möglicherweise fehlen die sterilen Kasten von T. insitivus so wie bei den Inquilinen unter den Ameisen oder bei den Kuckuckswespen und -bienen (168).

Unter den Hymenopteren finden sich bei Feldwespen der Gattung Polistes Parasiten, die einem eigenen Genus Sulcopolistes zugeordnet werden. Wenn sich im Frühjahr die Polistes-Völkchen bereits entwickelt haben, sie die ersten Arbeiterinnen und einige Brut enthalten, kann eine Sulcopolistes-Königin, die sehr spät das Winterquartier verlassen hat, sich einem Polistes-Volk zugesellen und es sich ähnlich unterordnen, wie dies bei pleometrotischer Koloniegründung das dominierende Polistes-Weibchen zuvor mit seinen Artgenossinnen gemacht hat (vgl. Kap. 4.1). Die Sulcopolistes-Königin vertreibt oder tötet schließlich die Polistes-Königin und läßt ihre Brut von den Arbeiterinnen der Wirtsart aufziehen. Alle Brut entwickelt sich zu Männchen und Weibchen, Arbeiterinnen der Parasitenart existieren nicht.

Ganz ähnlich machen es die Parasiten der Vespinae, doch sind hier direkte Kämpfe zwischen Parasiten- und Wirtskönigin häufiger. Die parasitischen Arten stehen dabei je nach Auffassung der Autoren systematisch in der Gattung ihrer Wirtsarten (Dolichovespula omissa und adulterina, Parasiten

bei D. sylvestris bzw. D. saxonica) oder werden eigenen Gattungen (Pseudovespula = Langkopfkuckuckswespen; Vespula = Kurzkopfkuckuckswespen bei der Gattung Paravespula) zugeordnet (83).

Bei den Hummeln schließlich gibt es die Schmarotzerhummeln der Gattung Psithyrus. Auch sie töten die Königinnen junger Völker und setzen sich an deren Stelle. Das Volk zieht auch in diesem Fall nur Geschlechtstiere der parasitischen Art auf.

Allen diesen Parasiten von Polistinen, Vespinen und Bombus-Arten ist gemeinsam, daß sie im Frühjahr später als die Wirtsköniginnen aus der Winterruhe kommen, so daß sie in jedem Fall bereits etablierte Wirtsvölker befallen können.

Oft finden sich bei den Parasiten besondere Anpassungen in Form stärkerer Stachel oder einer dickeren Cuticula. Andererseits zeigen sie Rückbildungen im Verhalten, wie den Verlust von Fähigkeiten zum Nestbau und zur Brutpflege. Bei Psithyrus sind schließlich sogar die Pollenhöschen an den Hinterbeinen reduziert.

Der Anteil dieser Parasitenarten ist recht hoch, er beträgt zwischen 3 und 10% der Arten in verschiedenen Unterfamilien der Vespiden und Apiden. In Deutschland leben neben rund 30 selbständigen Hummelarten sogar 10 Psithyrus-Species.

Während nun der Sozialparasitismus bei den bisher behandelten Gruppen recht einförmig erscheint, erreicht er bei den Ameisen eine unwahrscheinliche Vielfalt und Komplexität. Auch die Artenzahl ist beträchtlich. Weltweit sind zwar nur etwa 200 parasitische Ameisenarten bekannt, das entspricht 2% der beschriebenen Formiciden, aber in einer sehr gut untersuchten Fauna, etwa in der Schweiz, leben rund 30% der Ameisenarten als Parasiten abhängig von anderen Arten. Dieser Prozentsatz dürfte für alle außertropischen Ameisen-

faunen zutreffen, zahlreiche Arten sind sicher noch zu entdecken.

Fast alle sozialparasitischen Ameisenarten sind allerdings selten, der Parasitierungsgrad einer bestimmten Wirtsart mit einer Parasitenart dürfte bei 1:10 bis 1:100 liegen, und dies immer nur in Teilbereichen des Verbreitungsgebietes der Wirtsart.

Vier grundsätzlich verschiedene Lebensformtypen werden unterschieden. Merkwürdigerweise sind sie zum Teil offenbar konvergent jeweils in mehreren Ameisenunterfamilien entstanden.

a) Xenobiose:

Die sogenannten Gastameisen sind in der europäischen Fauna durch die kleine Myrmicine Formicoxenus nitidulus vertreten. Sie lebt innerhalb der Nesthügel von Waldameisen, wo Völkchen von nur 10 bis 100 adulten Formicoxenus ihre Nester in hohlen Pflanzenstengeln, zwischen den Schuppen von Kiefernzapfen oder in leeren Puppenkokons der Rosenkäfer anlegen. Dort ziehen sie selbst ihre Brut auf. Parasitisch ist nur der Nahrungserwerb: Die Formicoxenus klettern an den viel größeren Waldameisen hoch, laufen zum Kopf und lecken dann mit, wenn zwei Formica Futteraustausch betreiben. Gelegentlich kann eine Formicoxenus auch direkt, von unten die Mundwerkzeuge der Waldameise betastend, von dieser Futter erhalten (16). Andere Arten dieser Gruppe leben vor allem in Nordamerika, wo Gastameisen auch bei Myrmica-Arten vorkommen.

Während nun die Gastameisen nur eine Leistung der Wirte in Anspruch nehmen, die soziale Futterverteilung, und allenfalls Schutz im Waldameisennest genießen sowie vielleicht aus dessen Wärmehaushalt Nutzen ziehen, schädigen die folgenden Typen von Sozialparasiten ihre Wirtsarten viel stärker.

b) Temporärer Sozialparasitismus:

Diese Bezeichnung sagt aus, daß der Parasit nur zeitweilig auf seine Wirtsart angewiesen ist. Stets ist das die Phase der Koloniegründung. Ein gut untersuchtes Beispiel stellt die einheimische Lasius umbratus dar. Ein begattetes Jungweibchen dieser Art sucht nach dem Flügelabwurf ein Nest der Wirtsart, der verbreiteten Wegameise Lasius niger. Vor dem Eingang greift die umbratus-Königin eine niger-Arbeiterin, zerbeißt sie und schmiert sich mit dem Kaubrei ein. Damit nimmt sie wahrscheinlich den Duft des Wirtsvolkes an und kann sich dort einschleichen. Im Laufe von Wochen wird die umbratus-Königin fertil und entwickelt gegenüber den niger-Arbeiterinnen eine so starke Attraktivität, daß diese ihre eigene Königin vernachlässigen, bis sie schließlich stirbt. Es werden umbratus-Arbeiterinnen aufgezogen, und nach 1–2 Jahren, wenn die niger-Arbeiterinnen alle gestorben sind, wird das zeitweilig gemischte Volk zur reinen umbratus-Kolonie. Diese lebt dann selbständig weiter und erzeugt schließlich neue Generationen von umbratus-Geschlechtstieren (45).

Eine zweite temporär parasitische Art, Lasius fuliginosus, kann nun ihrerseits abhängige Koloniegründung auf ähnliche Weise bei L. umbratus treiben. Dies wird als sozialer Hyperparasitismus bezeichnet.

Eine mit L. umbratus verwandte Art, L. reginae aus Österreich, wandelt den Koloniegründungsmodus insofern ab, als sie die Königin der Wirtsart, L. alienus, selbst durch Würgen am Hals umbringt (39) (Abb. 46). Ebenso verhält sich Bothriomyrmex gegenüber seinen Wirtsarten aus der Gattung Tapinoma. Dieses letzte Beispiel zeigt besonders anschaulich, daß praktisch identische Verhaltensmuster in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen unabhängig entstanden sind: Lasius gehört zur Unterfamilie der Formicinae, Bothrio-



Abb. 46: Koloniegründung der temporär parasitischen Ameise Lasius reginae. Die reginae-Jungkönigin würgt die viel größere Wirtskönigin (Lasius alienus) am Hals. Aus: (39).

myrmex und Tapinoma zu den Dolichoderinae. Auch bei den Myrmicinen, bei Aphaenogaster-Arten aus Nordamerika wurde temporärer Sozialparasitismus gefunden, doch scheint er der vor allem bei Formicinen vertretene Typ zu sein.

c) Permanenter Parasitismus ohne Dulosis:

In dieser dritten Gruppe besteht eine andauernde Abhängigkeit der Parasiten von den Wirtsarten, die Parasiten leben immer in die Wirtssozietät integriert.

Innerhalb der permanenten Parasiten wurden zwei Gruppen unterschieden, die „Bettelparasiten" und die „Meuchelparasiten" (40).

Beispiele für die erste Gruppe sind etwa Leptothorax kutteri oder Doronomyrmex pacis, von denen jeweils mehrere Königinnen im Nest von Leptothorax acervorum leben. Die Wirtsart ist oft polygyn, und die Parasiten tarnen sich offenbar geruchlich einfach als zusätzliche Königinnen. Ihre Brut wird zusammen mit der von L.acervorum von den Wirtsarbeiterinnen aufgezogen. Sie besteht nur aus männlichen und weiblichen Geschlechtstieren, Arbeiterinnen fehlen bei den Bet-

telparasiten zumeist. Das extremste Beispiel für diese auch „Inquilinen“ genannten Formen ist wohl die 1950 von Kutter (96) in der Schweiz entdeckte Teleutomyrmex schneideri. Die Königin wie auch zeitweilig die geflügelten Jungweibchen hocken auf dem Rücken der Wirtskönigin wie Ektoparasiten angeklammert und lassen sich zusammen mit dieser füttern. Wirtsart ist die Rasenameise Tetramorium caespitum. Teleutomyrmex ist an diese Lebensweise besonders angepaßt, die Extremitäten sind zu breiten Hafttatzen abgeplattet, die Gaster ist ventral eingedellt und schmiegt sich so besser der Wölbung des Rumpfes der Wirtskönigin an. Im Zuge der parasitischen Lebensweise wurden offenbar auch Gehirn und bestimmte exokrine Drüsen reduziert.

Eine Artengruppe mit „Bettelameisen“-Lebensweise kommt nicht nur bei den bisher behandelten Myrmicinen vor, sondern auch – und sicher wieder konvergent entstanden – bei den Formicinen. Hier ist die Gattung Plagiolepis, winzige Ameisen trockenwarmer Gebiete, Wirt für Parasiten der Gattung Aporomyrmex sowie für Plagiolepis xene und P. grassei (40). Aporomyrmex und P. xene sind arbeiterinlos, P. grassei entwickelt noch einige wenige Arbeiterinnen.

Die Kenntnis der zweiten Gruppe, der „Meuchelparasiten“, hat in den letzten Jahren eine stürmische Entwicklung durchgemacht. Die Königinnen dieser Parasitenarten sollten die Wirtsköniginnen umbringen, ähnlich wie bei den temporären Parasiten beschrieben, und sich von den Wirtsvölkern dann als neue Königinnen adoptieren lassen. Zwei Musterbeispiele für diese Lebensweise haben sich aber in jüngster Zeit als Fehlinterpretationen entpuppt.

So würgt die Königin von Epimyrma ravouxi (= E. goesswaldi) und von E. stumperi nach dem Eindringen in ein Wirtsvolk dessen Königin am Hals, bis diese nach Wochen oder Monaten endlich stirbt. Wirte sind hier Arten der Gat-



Abb. 47: Koloniegründung der sklavenhaltenden Ameise Epimyrma ravouxi. Die Epimyrma-Jungkönigin (unten) würgt die größere Wirtskönigin. Dies geschieht inmitten des Wirtsvolkes, nur für die Aufnahme wurden die beiden Tiere kurz herausgenommen.

tung Leptothorax. Die Wirtsart-Arbeiterinnen haben offensichtlich kein wirksames Verteidigungsverhalten gegen diese Angriffe auf ihre Königin (Abb. 47).

Aus der Brut der Epimyrma-Weibchen werden in der Folge relativ wenige Arbeiterinnen aufgezogen, später dann zahlreiche Geschlechtstiere.

Man nahm nun an, daß die Epimyrma-Arbeiterinnen funktionslos seien und daß zumindest die E. ravouxi-Königin ihre Wirtsarbeiterinnen so beeinflussen könne, daß sie Eier legen, aus denen sich weitere Wirtsarbeiterinnen entwickeln (44, 158, 168). Es hat sich aber gezeigt, daß diese beiden Epimyrma-Arten echte Sklavenhalter sind und damit zur folgenden

Gruppe gehören (173, und unpubl.). Dennoch existiert der Typ des „Meuchelparasiten", und zwar innerhalb der Gattung Epimyrma. E. kraussei aus dem Mittelmeerraum, Parasit bei Temnothorax recedens, tötet die Wirtskönigin durch Würgen, wie die anderen Epimyrma-Arten auch. Sie erzeugt tatsächlich nur sehr wenige, maximal 10, oft gar keine Arbeiterinnen. Die Völker sind allerdings kurzlebig und sterben mit den letzten Wirtsarbeiterinnen nach 2–3 Jahren aus (27). Noch weiter ist die Entwicklung bei Epimyrma corsica gegangen: Sie hat überhaupt keine Arbeiterinnen mehr und repräsentiert damit voll den Typus des „Meuchelparasiten" (Buschinger unpubl.).

d) Permanenter Parasitismus mit Sklavenhaltung:

In der vierten Gruppe finden sich schließlich die wohl kompliziertesten Verhältnisse. Die Sklavenhalter oder Duloten sind ebenfalls permanent auf ihre Wirte angewiesen, aber sie besorgen sich wiederholt Nachschub von Wirtsarbeiterinnen aus benachbarten Nestern der Wirtsarten.

Ihr Lebenszyklus läuft prinzipiell folgendermaßen: Die begattete Jungkönigin überfällt ein Nest der Wirtsart, tötet oder vertreibt dort Königinnen und Arbeiterinnen und nimmt deren Brut in Besitz. Aus dieser Brut schlüpfen die ersten „Sklaven", die nun die Brut der Parasitenkönigin aufziehen. Zuerst entstehen Sklavenhalter-Arbeiterinnen, später Geschlechtstiere der parasitischen Art. Die Duloten-Arbeiterinnen sind nun darauf spezialisiert, in der Nestumgebung weitere Wirtsvölker auszukundschaften, sie in wohlorganisierten Raubzügen zu überfallen und weitere Sklavenpuppen daraus zu rauben. Damit wird im Parasitenvolk der Sklavenbestand über viele Jahre dauernd ergänzt und vergrößert.

Ein klassisches Beispiel liefert die einheimische Amazonenameise Polyergus rufescens, die verschiedene Arten der Untergattung Serviformica versklavt. Die Raubzüge dieser For-

micine sind recht spektakulär: 500–1000 feuerrote Ameisen ziehen in 6–10 m langer Kolonne bis über 100 m von ihrem Nest weg zu einem Serviformica-Volk, das ein Amazonen-"scout" zuvor entdeckt hat. Sie dringen in das Nest ein, die Sklavenameisen fliehen in panischem Schrecken, und kurz darauf sieht man die Amazonen, jede mit einem weißen Puppenkokon in den Mandibeln, wieder zu ihrem Nest zurückkehren.

Die Anpassung der Amazonen an ihre Lebensweise ist sehr hoch entwickelt. Einerseits sind sie nicht mehr in der Lage, selbst zu fressen oder gar ihre Brut zu versorgen. Sie müssen von den Sklaven gefüttert werden. Andererseits haben diese Raubameisen säbelartig schmale, zugespitzte Mandibeln, mit deren Hilfe sie den sich beim Überfall verteidigenden Serviformica-Arbeiterinnen die Köpfe durchbohren können. Darüber hinaus sind diese Mundwerkzeuge nur noch zum Puppentransport geeignet.

Amerikanische Raubameisen der Untergattung Raptiformica mit ähnlicher Lebensweise wie die Amazonen haben zwar normale, gezähnte Kiefer, sind aber dafür mit riesigen Dufourdrüsen ausgestattet, die beim Überfall ein Super-Alarmpheromon abgeben. Es desorientiert und „demoralisiert" die Verteidiger, so daß sie nur noch die Flucht ergreifen können (130).

Besonders die Sklavenhalter machen sehr deutlich, daß diese Form der parasitischen Lebensweise polyphyletisch, in verschiedenen Unterfamilien mehrfach, entstanden ist. Polyergus und Raptiformica, beide mit mehreren Arten holarktisch verbreitet, sind Formicinen. Zu den Myrmicinen dagegen gehört die Gattung Strongylognathus, die, wie Teleutomyrmex, bei Wirtsarten der Gattung Tetramorium parasitiert. Auch sie hat, konvergent zu den Amazonen, Säbelkiefer entwickelt. Nur die europäische Art. S. testaceus soll, ähnlich

wie einige der genannten Epimyrma-Arten, das Raubzugverhalten reduziert haben, aber nach Art der Bettelparasiten sich mit der Wirtskönigin assoziieren. Gleichwohl haben Königin und Arbeiterin von S. testaceus noch Säbelkiefer (96).

Besonders reich an Sklavenhaltern ist die Tribus Leptothoracini unter den Myrmicinen. Hier ist Harpagoxenus sublaevis zu nennen, der schon in Kap. 6 (Polymorphismus und Kastendetermination) erwähnt wurde. Als Kampfwaffe hat er breit scherenförmige Mandibeln, mit deren Hilfe er nun den Verteidigern überfallener Leptothorax-Nester die Beine und Antennen abschneidet (Abb. 48). Die Rekrutierung von Nestgenossen zum Raubzug erfolgt im Tandemlauf, d. h., ein scout führt immer nur eine weitere Harpagoxenus-Kämpferin zum Beutenest. Nach dem Schneeballsystem rekrutieren die Neulinge weitere Nestgenossen, bis die „Streitmacht" für den Überfall groß genug ist (19).

Die mediterrane Gattung Chalepoxenus organisiert ihre Raubzüge, ebenfalls auf Leptothorax-Arten, ganz ähnlich, doch kämpft sie nach „guter Myrmicinenart" mit dem Stachel und hat keine spezialisierten Mandibeln (19). Auch Epimyrma ravouxi kämpft beim Überfall mit dem Stachel, sie hat aber, ähnlich wie die amerikanische Leptothorax duloticus und Harpagoxenus americanus, ein Gruppenrekrutierungsverhalten entwickelt (Abb. 49). Ein erfolgreicher scout führt auf einer Duftspur bis zu 40 Epimyrma-Arbeiterinnen zum Sklavennest.

Diese reizvollen Lebensformen der Sozialparasiten sind noch weitgehend ungeklärt, von vielen Arten sind nur Einzelstücke oder wenige Exemplare bekannt geworden. Ursache dafür ist sicher die allgemeine Seltenheit der meisten parasitischen Ameisenarten. Ungeklärt ist auch bis auf Ausnahmen – Harpagoxenus, siehe Kap. 6 – der oft stark abweichende Polymorphismus solcher Arten.



Abb. 48: Die sklavenhaltende Ameise Harpagoxenus sublaevis (links) hat scherenförmige Mandibeln, mit deren Hilfe sie den Verteidigern überfallener Wirtsvölker die Extremitäten abschneidet.

So gibt es bei der Gastameise Formicoxenus nitidulus flügellose, ergatoide Männchen (Abb. 50) und bei den Weibchen eine komplette morphologische Übergangsreihe von normalen Arbeiterinnen bis hin zu geflügelten Vollweibchen. Alle Intermorphen haben wohlentwickelte Ovarien, Receptacula seminis, und können als Königinnen fungieren ebenso wie die Vollweibchen. Bei Anergates atratulus, einem arbeiterinlosen permanenten Parasiten von Tetramorium caespitum, sind die Männchen flügellos, unpigmentiert, „gynäkoid" (Abb. 51). Sie begatten die geflügelten Weibchen im Mutternest. Die Königin wird bald nach der Kopula und Aufnahme in ein Wirtsnest stark physogastrisch, fast wie eine Termitenkönigin (Abb. 52). Bei der bereits erwähnten Inqui-

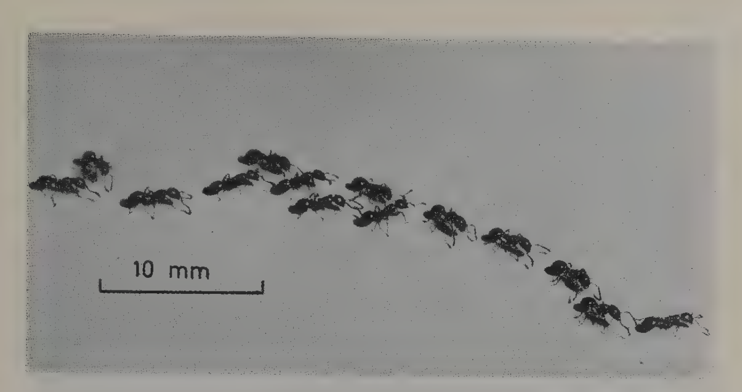



Abb. 49: Gruppenrekrutierung zum Sklavenraubzug bei Epimyrma ravouxi. Der erfolgreiche "scout" (rechts) führt Nestgenossen auf einer Duftspur zum Beutenest.

Abb. 50: Flügelloses, ergatoides Männchen der Gastameise Formicoxenus nitidulus in Kopula mit einem geflügelten Vollweibchen.



Abb. 51: Zwei flügellose, „gynäkoide“ Männchen der parasitischen Ameise Anergates atratulus.



Abb. 52: Physogastrische Königin von Anergates atratulus.

line Aporomyrmex ampeloni, gibt es schließlich sowohl geflügelte als auch flügellose Männchen und Weibchen.

Eines der Kernprobleme ist weiterhin die Frage nach der Evolution dieser Parasitismus-Verhältnisse. Grundsätzlich waren sicher alle Parasiten einmal selbständig und sozial lebend, so wie ihre jetzigen Wirtsarten. Sicher sind sie auch aus der jeweiligen Wirtsartengruppe – Gattung oder Tribus – hervorgegangen. Die speziellen parasitischen Verhaltensmuster müssen sich also aus bestimmten, verbreiteten Verhaltenselementen normalsozialer Arten entwickelt haben.

In großer Anzahl wurden Hypothesen publiziert, die etwa eine Verbindung zwischen den einzelnen Typen herzustellen versuchen und eine stufenweise Entwicklung von zufälligem Nebeneinanderwohnen über Gastverhältnisse zum Inquilinismus konstruieren, oder von der Kolonievermehrung durch Teilung über den temporären Parasitismus zum Inquilinismus (168). Allerdings ist dies zweifelhaft, da einige Inquilinen ihren Wirtsarten noch so sehr ähnlich sehen, daß ein langer Evolutionsweg etwa über Dulosis oder temporären Parasitismus unwahrscheinlich wird. Vermutlich sind Inquilinen wie Doronomyrmex pacis direkt als solche aus einer polygynen Wirts- und Stammform entstanden, wobei die Polygynie sicher eine wesentliche Grundlage darstellte. Auch das Territorialverhalten, „Versklavung“ arteigener Nachbarvölker, wird neuerdings etwa als Basis für die Evolution dulotischer Verhältnisse in Erwägung gezogen (66). Doch erklärt diese Ableitung nicht die stets abhängige Koloniegründung der Sklavenhalter-Königinnen (11). Insgesamt liegt bis heute noch keine voll überzeugende Theorie vor.

# 11. ÖKOLOGISCHE FUNKTIONEN VON INSEKTENSTAATEN

Infolge ihres Arten- und vor allem Individuenreichtums stellen die Staaten sozialer Insekten ganz bedeutsame Faktoren für ihre Umwelt dar. Im folgenden soll zunächst die Bedeutung von Insektenstaaten für ihre Nutznießer, Gäste und Parasiten untersucht werden, dann für ihre Umgebung im weiteren Sinne. Ein letzter Abschnitt schließlich wird der Bedeutung sozialer Insekten für den Menschen gewidmet sein.

## *11.1 Gastverhältnisse, Parasitismus, Symbiosen*

Insektensozietäten mit ihrer oft großen Ansammlung von Tieren auf engem Raum, mit ihren schützenden Nestbauten, dem oft geregelten Mikroklima, ihrem Ernährungspotential und nicht zuletzt ihrem Müll stellen für eine Vielzahl von anderen, nichtsozialen Lebewesen Schutz, Nahrung, ja ganze ökologische Nischen zur Verfügung. Einige Beispiele mögen die unterschiedlich engen Bindungen zwischen Insektenstaaten und ihren Nutznießern aufzeigen.

Als erste Gruppe von an sozialen Insekten interessierten Tieren können wir solche Arten nennen, die von der Tatsache der Massenansammlung von Insekten profitieren. Dies kann etwa in Form einer Räuber-Beute-Beziehung geschehen. So ernährt sich der Wespenbussard im Sommer weitgehend von Wespen und Hummeln und deren Brut, indem er die Nester ausgräbt. Spechte und Fasane fressen Adulte und Brut zahl-

reicher Ameisenarten, Jungfasane sollen sogar nur mit Ameisenpuppen im Futter aufzuziehen sein. Der Schwarzspecht gräbt zum Teil metertiefe Löcher in Waldameisenhügel, um an die Brut oder die in Winterruhe liegenden Tiere heranzukommen. Die Schäden an den Nestern werden im Sommer rasch wieder repariert, während sie im Winter viele Wochen lang offen bleiben und für die Ameisen zusätzliche Gefahren durch Frost und Nässe bedeuten.

Einige Säuger, besonders in tropischen Ländern, sind auf Ameisen und Termiten als Nahrung extrem spezialisiert. Dies drückt sich sogar im Körperbau aus: Der australische Ameisenigel (Tachyglossus aculeatus), der mit dem Schnabeltier verwandt ist, der südamerikanische Ameisenbär (Tamandua tetradactyla) aus einer Ordnung, der Faultiere und Gürteltiere angehören, sowie das in Indien und Ceylon verbreitete Steppenschuppentier (Manis pentadactyla, O. Pholidota) zeichnen sich alle durch einen langen, spitzen Kopf, durch kräftige Grabklauen und eine lange, wurmförmige, klebrige Zunge aus. Dies sind Anpassungen an die Ausbeutung von Ameisen- und Termitennestern.

Eine andere Form der Nutznießung von Insektenstaaten durch Wirbeltiere können wir in das sogenannte Komfortverhalten einordnen. Sauen, Rotwild und Damwild etwa wühlen oft in Waldameisennestern und wälzen sich darin. Der Zweck ist der, daß durch die Ameisensäure Fellparasiten wie Läuse, Flöhe und Haarlinge vertrieben oder beseitigt werden. Auch das „Einemsen" vieler Vögel, die Waldameisen in den Schnabel nehmen und sich damit durchs Gefieder streichen, hat wohl dieselbe Funktion.

Eine weitere große Gruppe von Organismen, die durch die Massenansammlung in Kontakt lebender Tiere im Insektenstaat besonders günstige Lebensbedingungen finden, sind die Parasiten. Neben relativ wenigen pflanzlichen Formen, vor

allem Pilzen, sind hier hauptsächlich Würmer und Arthropoden, aber auch Protozoen zu erwähnen.

Bekannt ist die Bienenruhr, die durch Nosema apis, einen zu den Microsporidia gehörigen Einzeller, hervorgerufen wird und Honigbienenvölker dezimieren kann. Noch rätselhaft erscheint eine als „Näpfchenkrankheit" bei einigen Ameisenarten beschriebene Infektion durch Myrmicinosporidium durum (28) (Abb. 53). Der Parasit wurde ebenfalls den Sporozoa zugeordnet, könnte aber auch zu den Pilzen gehören.

Fadenwürmer (Nematoda) der Familie Mermithidae kommen nicht selten auch bei einheimischen Ameisen vor. Die in der Gaster eingerollten Würmer können ein Vielfaches der Körperlänge der Ameisen erreichen. Wenn Geschlechtstiere befallen sind, werden sie durch den Wurm „parasitisch

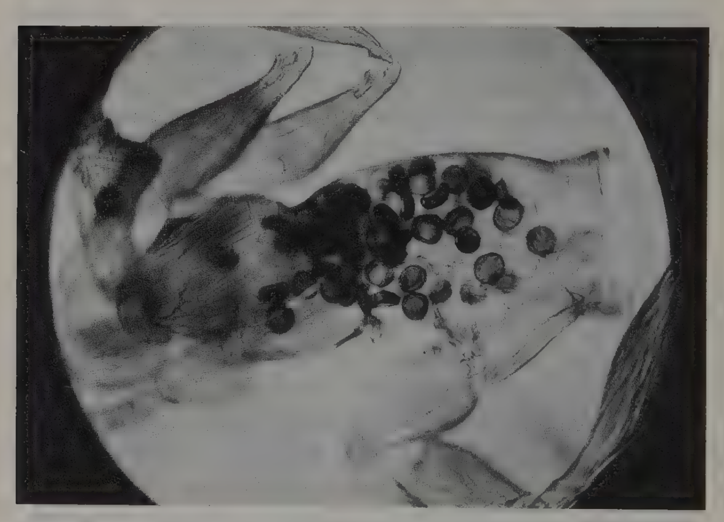


Abb. 53: Die „Näpfchenkrankheit" Myrmicinosporidium durum. Die Parasiten (Sporozoen? Pilze?) im Inneren der Ameise sind linsenförmig, erst bei der Herstellung des Präparates nehmen sie die gezeigte Napfform an.

kastriert“ (88). Ein weiterer Nematode parasitiert in der Leibeshöhle von Hummelköniginnen, die er offenbar während der Überwinterung im Boden befällt. Der Wurm selbst wird nur etwa 1 mm lang, stülpt aber seine Vagina aus, die vergleichsweise riesig auf 2–3 cm Länge heranwächst, Ovar und Uterus enthält und mittels ihrer Oberfläche die Nahrung aus der Hämolymphe des Wirts entnimmt. Die befallenen Hummelköniginnen sind nicht in der Lage, Kolonien zu gründen.

Bekannt wurden ferner Ameisen der Untergattung Serviformica als Zwischenwirte für den Kleinen Leberegel, einen in der Leber von Schaf, Reh, Kaninchen u. a. parasitierenden Saugwurm. Erster Zwischenwirt sind Heideschnecken (Helicella, Zebrina u. a.), die in diesen produzierten Cercarien werden über die Atemhöhle mit Schleim ins Freie entlassen. Die Ameisen fressen die proteinreichen Schleimbällchen, in ihrem Darmtrakt bohren sich die Cercarien durch die Kropfwand in die Leibeshöhle und encystieren sich dort als Metacercarien. Eine der Cercarien dringt ins Unterschlundganglion und modifiziert das Verhalten der Ameise so, daß sie sich an Grashalmen oder Blüten verbeißt. Mit der Nahrung werden dann Ameisen und Cercarien von weidenden Tieren aufgenommen (71).

Andere Ameisen treten als Zwischenwirte von Bandwürmern (Cestoden) auf. So wird ein Hühnerbandwurm (Raillietina) in Südfrankreich durch Ameisen der Gattung Tetramorium übertragen; Leptothorax-Arten sind Zwischenwirte für mehrere Vogelbandwürmer (Gattungen Choanotaenia und Anomotaenia), die sehr wahrscheinlich Parasiten von Spechten sind (12, 127). Ähnlich wie beim Kleinen Leberegel wird auch hier das Verhalten der Ameisen in den Dienst des Parasiten gestellt und entsprechend modifiziert. Die Bandwürmer geben ihre Larven (Oncosphaera) in Stücken ihres Uterus ab

oder in ganzen Proglottiden. Die Ameisen tragen diese „Nahrung" ins Nest, füttern die Larven damit und infizieren sie so. Nach der Metamorphose sind die befallenen Ameisen auffällig hellgelb gefärbt und bleiben, anders als die normal dunkleren Nestgenossen, beim Öffnen des Nestes auf der Brut sitzen, so daß sie leicht von einem Vogel gefressen werden können. Die Bandwurmfinnen in der Ameise stülpen sich dann aus und wachsen im Vogeldarm zum geschlechtsreifen Bandwurm heran.

Auch die Larven vieler parasitoider (nur im Larvenstadium parasitischer) Schlupfwespen und bestimmter Fliegen entwickeln sich entoparasitisch in sozialen Insekten. Etwa 0,5–1 % der schwärmenden Jungköniginnen von Lasius niger sind von einer Larve der Raupenfliege Tamiclea globula befallen. Nach einer scheinbar normalen Koloniegründung kriecht im Frühjahr aus der Gaster der Ameisenkönigin die Fliegenlarve. Sie wird wie eine eigene Larve gepflegt, ebenso nach der Verpuppung das Puppentönnchen. Erst wenn die Fliege schlüpft, wird sie von der Ameisenkönigin angegriffen und muß flüchten. Die Infektion, die Belegung der Königin mit einem Fliegenei, erfolgt wahrscheinlich auf dem Hochzeitsflug. Auch hier nutzt der Parasit den Wirt nicht nur als Nahrungsquelle, sondern profitiert zusätzlich von dessen Brutpflegeverhalten (76).

Ektoparasiten finden sich vor allem unter den Milben, so die in Tracheen der Honigbiene schmarotzenden Acarapis, die Verursacher der Milbenseuche. Ebenfalls bei Honigbienen lebt die aus Südostasien in jüngerer Zeit eingeschleppte Varroa-Milbe, die an der Bienenbrut saugt.

Einige Milbenarten haben darüber hinaus einen Weg gefunden, sich in den sozialen Nahrungshaushalt einzuschalten. So sitzt die Milbe Antennophorus unter dem Kopf einer Lasius-Arbeiterin und kann diese mit ihren Vorderextre-

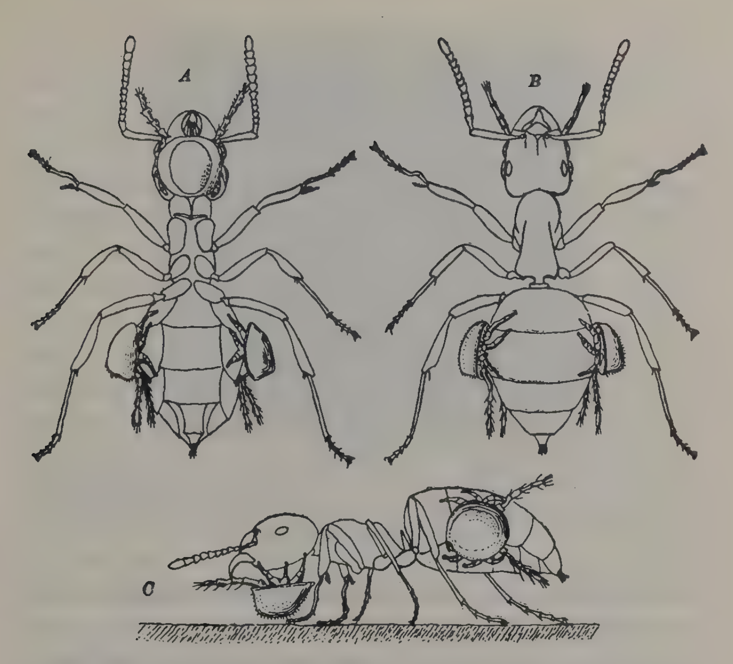



Abb. 54: Die ektoparasitische Milbe Antennophorus unter dem Kopf und seitlich an der Gaster einer Ameise. Aus (163).

mitäten zur Regurgitation von Kropfinhalt stimulieren (Abb. 54).

Dieses Beispiel leitet über zu einer dritten Gruppe von Tierarten, die sich auf dem Wege über das Mitbewohnen von Bauten sozialer Insekten immer weiter in deren soziale Organisation eingeschlichen haben.

Jedes Waldameisennest und viele Nester von Hummeln, Wespen, Bienen und Termiten enthalten eine an Arten und Individuen reiche Fauna von sogenannten Gästen, die in sehr unterschiedlichen Beziehungen zu ihren Wirten stehen. Drei Kategorien lassen sich unterscheiden, die Synoeken, Synech-



Abb. 55: Die Schwebfliege, Microdon mutabilis, lebt als nacktschneckenähnliche Larve in Ameisennestern. Links das Puppentönnchen, aus dem die Fliege eben geschlüpft ist.

thren und Symphilen. Eine jüngere Übersicht findet sich bei Kistner (87).

Die erste Gruppe umfaßt mehr oder weniger geduldete Mitbewohner, die von Nestmaterial oder Müll leben. In Lasius-Nestern kommt so die Larve der Schwebfliegengattung Microdon vor (Abb. 55). Habituell einer Nacktschnecke ähnlich, kriecht sie langsam umher und frißt offenbar Abfälle. Vom Nestmaterial der Waldameisen leben die Larven verschiedener Rosenkäferarten. Weiße, blinde Asseln (Platyarthrus hoffmannseggi), das zu den Urinsekten gehörige Ameisenfischchen (Atelura formicaria) sowie eine Vielzahl von Milben, Spinnen, Asseln, Myriopoden u. a. sind weitere Vertreter dieser Gruppe von Synoeken, die alle Schutz und Nahrung in den Bauten sozialer Insekten finden, ohne mit deren rechtmäßigen Bewohnern in näheren Kontakt zu treten.

Die zweite Gruppe, die Synechtren, wird von ihren unfreiwilligen Wirten zwar feindlich verfolgt, schafft es aber

trotzdem, in ihren Nestern zu bleiben und auf ihre Kosten zu leben. Durch flinke Flucht oder Schutz- und Trutzmaßnahmen entziehen sie sich den Angriffen.

Nur zwei Beispiele sollen hier stellvertretend für zahlreiche andere stehen. Der Käfer Clythra quadripunctata, ein Blattkäfer (Chrysomelidae), legt seine Eier von einem Zweig herab auf ein Waldameisennest. Die Eier sind mit Kotschüppchen so getarnt, daß sie winzigen Tannenzapfen ähneln und von den Ameisen jedenfalls als indifferentes Nestmaterial behandelt werden. Die Käferlarve baut sich aus Erde und Kot einen Köcher, in dessen Schutz sie in die Brutkammer der Ameisen gelangen und deren Larven fressen kann. Bei Angriffen zieht sie sich zurück und verschließt den Eingang zum Köcher mit ihrer harten Kopfkapsel.

Ein anderer Käfer, Amphotis marginata (Glanzkäfer, Fam. Nitidulidae), lauert an den Straßen der Holzameise Lasius fuliginosus. Er bettelt die mit ihrem mit Honigtau gefüllten Kropf zum Nest laufende Ameise um Futter an. Wenn die Ameise den „Betrug“ merkt und den Käfer angreift, duckt er sich, so daß er dank eines flachen Panzers aus Halsschild und Deckflügeln praktisch völlig geschützt ist (61).

Die engsten Beziehungen zu den Wirten finden sich jedoch unter den Angehörigen der dritten Gruppe, der Symphilen. Hierzu gehören besonders Käfer, aber auch Fliegen oder Schmetterlinge, die von ihren sozialen Gastgebern nicht nur geduldet, sondern sogar „freundschaftlich“ behandelt, zum Teil aktiv in die Nester getragen werden. Dies beruht in den meisten Fällen darauf, daß die Gäste irgendwelche attraktiven Sekrete aus Hautdrüsen liefern.

Ein gut untersuchtes Beispiel ist der Kurzflügelkäfer (Staphylinidae) Atemeles pubicollis (63). Im Sommer schlüpft der Käfer im Nest seiner ersten Wirtsart der Gattung Formica aus der Puppe. Wenige Tage später wechselt er über zu sei-

nem zweiten Wirt, einer Myrmica-Art. Er findet diese, indem er sich durch positive Phototaxis aus dem Wald heraus in offenes Gelände führen läßt. Ein Myrmica-Nest kann er am Geruch erkennen. Vor dem Eingang wartet er, bis die Ameisen ihn entdeckt haben. Nun tritt eine ganze Batterie von Drüsen in Aktion. An den Hinterleibsrändern liefern sogenannte Adoptionsdrüsen für die Ameisen attraktive Sekrete, die die Aufnahme ins Nest vermitteln. An der Hinterleibsspitze dämpft eine „Besänftigungsdrüse" die aufkommende Angriffslust der Myrmica, und schließlich kann eine Wehrdrüse bei tatsächlichen Angriffen die Ameisen zurückhalten. Im Myrmica-Nest nimmt der Käfer dann über den Herbst und Winter am sozialen Futterfluß teil, soweit dies temperaturbedingt möglich ist. Im Frühjahr kehrt er ins Waldameisennest zurück, wo ähnliche Adoptionsvorgänge erfolgen. Er wird dort geschlechtsreif und legt Eier ab. Die Käferlarven werden von den Ameisen wie eigene Larven behandelt, ins Brutnest getragen und gefüttert. Auch die Larven sezernieren attraktive Hautsekrete, die aber keinesfalls die Belastung der Brutaufzucht durch die Nahrungskonkurrenz ausgleichen.

Es handelt sich bei diesen Symphilen also durchaus um echte Parasiten, die durch Nachahmung von sozialen Auslösern sich die Leistungen der Wirtsart zunutze machen. Die Anpassung der Gäste an das Pflegeschema ihrer Wirte führt nun in verschiedenen Gruppen zu immer komplexeren Beziehungen, die ihren Ausdruck in immer umfangreicheren exkretorischen Drüsen finden und damit zu geradezu grotesken Gestalten führen können. Käfer der Gattung Claviger bei unseren Lasius-Arten sehen noch recht normal aus, bis auf die riesigen Fühlerkeulen mit Exsudathaaren; die Fühler dienen hier auch als „Handgriffe", wenn die Käfer von den Ameisen umhergetragen werden. Bei den Gästen von Heeresameisen dagegen, die sich im Wanderzug als Ameisen tarnen

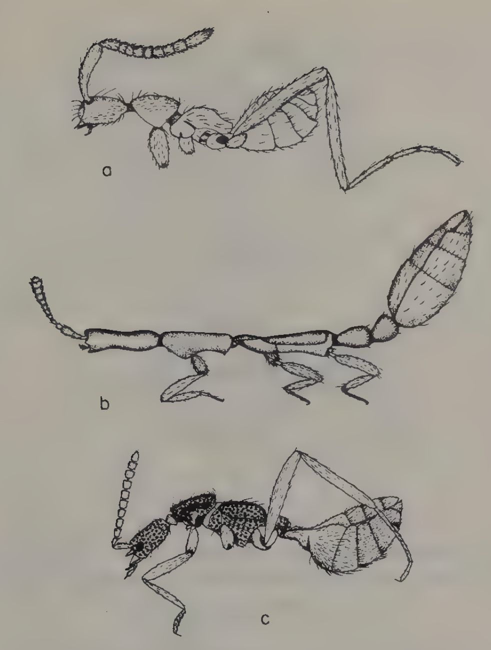



Abb. 56: Kurzflügelkäfer (Staphylinidae), die als Gäste im Zug der Heeresameisen mitlaufen und sich habituell ihren Wirten angepaßt haben, b sogar mit 2 Stielchengliedern. a: Myrmeciton, b: Mimanomma, c: Ecitosius. Aus: (168).

müssen, treten schon beträchtliche Umgestaltungen auf (Abb. 56). Da die Heeresameisen blind sind, dient die Tarnung sicher nicht dem Schutz vor Angriffen durch die Wirte. Man muß vielmehr annehmen, daß die Käfer mit ihrer Ameisengestalt in der Masse der Ameisen „untertauchen“ und so nicht bevorzugt von Freßfeinden herausgepickt werden können. Die Beziehungen zu den Ameisen- oder Termitenwirten sind wohl immer mehr durch Drüsensekrete als durch das Aussehen bestimmt. Bei den Termitengästen nimmt dies extreme Ausmaße an. Abb. 57, 58 und 59 zeigen einen

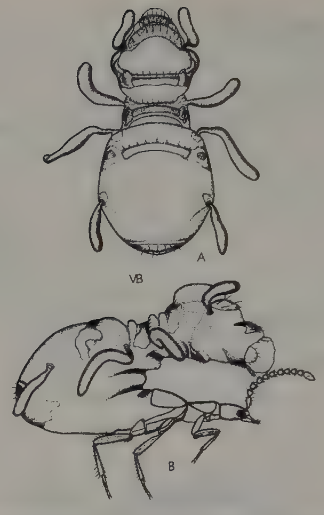



Abb. 57: Ein physogastrischer Kurzflügelkäfer (Coatonachthodes ovambolandicus) mit Exsudatorganen, A: von oben, B: von der Seite. Er lebt bei Termiten. Aus: (168).

Kurzflügelkäfer mit wurstförmigen Exsudatorganen, eine Fliege mit starker Physogastrie und schließlich eine weitere Fliege, die eher einer Milbe ähnlich sieht (168).

Zu diesem Kapitel über ökologische Funktionen von Insektenstaaten gehören auch die bereits erwähnten Beziehungen etwa zwischen Ameisen und honigtauliefernden Aphiden oder Zikaden, wo umgekehrt die Ameisen Eigenschaften dieser Tiere ausnutzen und sie zum Teil geradezu domestiziert haben (Kap. 4.3). Weiterhin wäre hier die beschriebene (Kap. 4.3 und 5) Domestikation von Pilzen durch Blattschneiderameisen und Termiten einzuordnen.

Schließlich sind noch mutualistische Verhältnisse, Symbiosen zwischen bestimmten tropischen Pflanzen, etwa Akazien, und Ameisen zu nennen, wobei die Ameisen

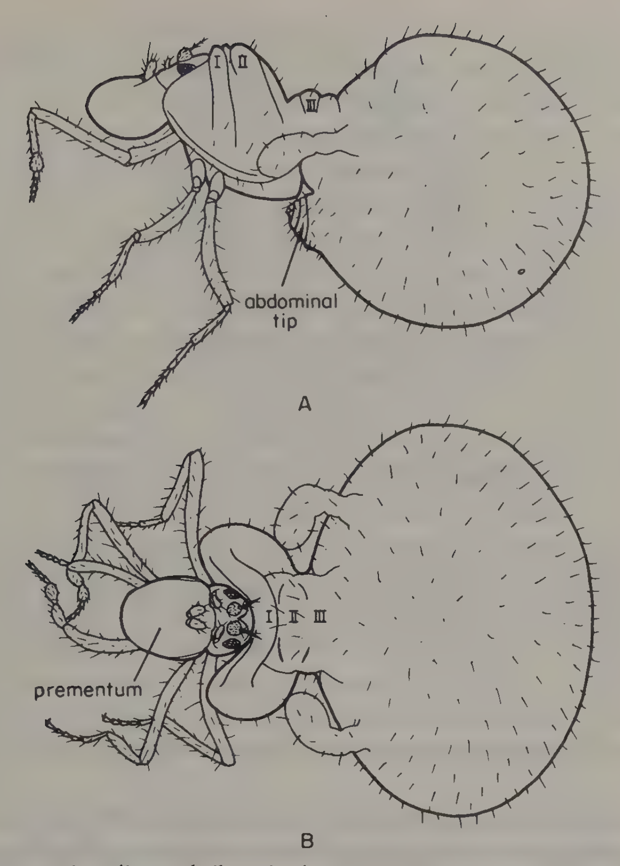



Abb. 58: Eine Fliege (Cheiloxenia obesa, Fam. Termitoxeniidae), Gast bei Termiten, mit stark physogastrischem Hinterleib. I, II, III: die drei ersten Hinterleibssegmente. Aus: (168).

den Pflanzen nachweislich Schutz gegen Tierfraß gewähren, sie aber auch vor dem Überwuchern durch Epiphyten und Schlingpflanzen bewahren. Als Gegenleistung bieten die Pflanzen den Ameisen Wohnraum, etwa in Form riesiger hohler Dornen mit vorgebildeten Eintrittspforten, sowie



Abb. 59: Eine Fliege (Thaumatoxena wasmanni, Fam. Phoridae) mit milbenartiger Gestalt, aus Termitennestern. Aus: (168).

Nahrung, die als „Müllersche“ oder „Beltsche Körperchen“ an Blattbasen oder Fiederblattspitzen wachsen. Auf die ausführlichen Darstellungen von Janzen (79, 80) sei hier verwiesen.

## *11.2 Auswirkungen sozialer Insekten auf ihre Umwelt*

Die Aktivitäten staatenbildender Insekten – Nestbau- und Grabetätigkeit, Vernichtung von Schädlingen, Fraß von Holz und Pflanzenteilen, Bestäubung von Blüten, um nur einige zu nennen – betreffen vielfach auch die vom Menschen genutzten Teile der Erdoberfläche. Somit ist dieser Abschnitt nicht ganz vom folgenden über die wirtschaftliche Bedeutung dieser Tiere zu trennen. Wir wollen hier zunächst einige Auswirkungen der Tätigkeit sozialer Insekten allgemein betrachten und in Kap. 11.3 dann ihre Bedeutung als Schädlinge oder Nützlinge beleuchten.

Sicher muß die Funktion vor allem der Bienen als Blütenbestäuber nicht ausführlich diskutiert werden. Blütenpflanzen und blütenbesuchende Insekten haben sich ja seit dem Mesozoikum miteinander entwickelt und immer mehr aufeinander abgestimmt. Sie stellen ein Paradebeispiel für Koevolution dar. Die staatenbildenden Hymenopteren haben dabei ihre überragende Bedeutung eben aufgrund ihrer sozialen Organisation gewonnen, die es ihnen erst möglich macht, mit den Mitteln der sozialen Informationsübertragung, der Rekrutierung von Nestgenossen, gerade blühende Pflanzen optimal auszunutzen und dabei auch für die Pflanzen optimale Bestäubungserfolge zu erzielen.

Bodenlebende Formiciden beeinflussen ihre Umgebung in hohem Maße durch ihre Grabetätigkeit. Zusammen mit den Termiten sollen Ameisen in den Tropen für Bodenbildung und -umschichtung eine größere Bedeutung haben als Regenwürmer. Aber auch in den gemäßigten Breiten ist dieser Faktor recht beträchtlich. In einem nordamerikanischen Beobachtungsgebiet hat man ermittelt, daß die Ameisen jährlich 50–60 g Erde pro Quadratmeter an die Oberfläche bringen. In 250 Jahren schaffen sie etwa 3 cm hoch neue Erde auf die Oberfläche. Detaillierte Angaben dazu finden sich in Brian (9).

Zu dieser Funktion der Bodenumlagerung kommt die der Durchlüftung und der Beseitigung von Steinen von der Oberfläche. Ameisen nisten ja gerne unter Steinen und graben darunter ihre Kammern. So sinken die Steine immer tiefer ein und verschwinden schließlich völlig. In vielen Weidegebieten und Graslandschaften ist dies ein sehr wichtiger Vorgang.

Zu nennen ist auch die Tätigkeit gerade der Ameisen als Verbreiter von Pflanzensamen, die sie teils als Nahrung, teils auch als Baumaterial transportieren. Manche Pflanzen, etwa

Veilchen, haben nahrhafte Anhänge, Elaiosomen, an ihren Samen entwickelt. Sie werden deshalb von den Ameisen eingetragen und nach Abfressen der Elaiosomen wieder ins Freie gebracht. Etwa 80 Pflanzenarten in unseren Eichenwäldern und 45 Arten in Buchenwäldern werden als „Myrmekochoren" bezeichnet, weil sie sich für ihre Ausbreitung der Ameisen bedienen (46). Termiten haben in den Tropen, außer der bereits erwähnten Funktion der Bodendurcharbeitung, vor allem die Rolle der Zersetzer von totem Holz und anderem Pflanzenmaterial. Wespen und viele Ameisenarten nehmen durch ihre räuberische Tätigkeit großen Einfluß auf die Siedlungsdichte und Populationsdynamik ihrer Beutetiere. Dies wird im folgenden Abschnitt nochmals kurz zu besprechen sein.

### *11.3 Die wirtschaftliche Bedeutung sozialer Insekten*

Für uns Menschen können staatenbildende Insekten in direkter Form sowohl nützlich als auch schädlich werden. Die soziale Organisation vermag dabei Nutzen wie Schaden beträchtlich zu steigern und etwa eine Bekämpfung im Vergleich zu solitären Insekten erheblich zu erschweren.

Relativ harmlos sind noch die Schäden durch Wespen, die mehr unter den Begriff der Belästigung fallen. Sie entstehen durch Fraß an Fleisch, süßen Speisen, auch Obst, das allerdings ohnehin meist überreif und geringwertig ist, wenn die Wespen darangehen. Bedeutsam kann der Fraß an Weintrauben werden.

Von Termiten angerichtete Schäden fallen weit mehr ins Gewicht. Sie fressen an Holzbauten, Möbeln, Papier, Textilien, ja greifen sogar Kabelumhüllungen aus Kunststoff an. Besonders in den Tropen sind sie ein wirtschaftlicher Faktor

von enormer Bedeutung. Hohe Summen werden für ihre Bekämpfung und die termitenfeste Imprägnierung von Werkstoffen aufgewendet. Der jährliche Schaden durch Termiten wurde vor wenigen Jahren mit ca. 1,2 Milliarden US-Dollar beziffert. In Berlin testet die Bundesanstalt für Materialprüfung Werkstoffe auf Termitenfestigkeit nach DIN.

Nach Hamburg eingeschleppte Termiten (Reticulitermes flavipes, Heimat USA) haben in den 50er Jahren dort umfangreiche und teure Bekämpfungsmaßnahmen erforderlich gemacht. Allein 1953/54 kostete die Bekämpfung mehrere Millionen DM. Fachwerkhäuser mußten abgerissen bzw. abgebrannt, Höfe entrümpelt, Fensterrahmen ausgetauscht werden. Um die befallenen Blocks wurden Gräben gezogen und die Erde mit langlebigen Insektiziden vergiftet, um eine weitere Ausbreitung zu verhindern (159). Daß hier gerade eine niedere Termite so schädlich werden konnte, ist sicher mit auf ihre primitive soziale Organisation zurückzuführen. Die Termiten in Hamburg vermehrten sich nur über Ersatzgeschlechtstiere, Geflügelte traten nie auf. Die verzweigten, diffusen Nester können mit jedem Holzstück verschleppt werden, jede Gruppe von 4 bis 5 Arbeitern kann zur Keimzelle eines neuen Befallsherdes werden.

Auch unter den Ameisen sind bedeutsame Schädlinge zu finden. So tragen die Ernteameisen der Gattung Messor im Mittelmeerraum 50–100 kg Getreide pro ha und Jahr ein. In den USA vernichten verwandte Arten 5–10 % der jährlichen Ernte von Luzerne- und Baumwollsamen (46). Viel schlimmer sind allerdings die Blattschneiderameisen Südamerikas. Ein einziges Volk kann 150 qm Boden bis zu 11 m tief umwühlen. Im Nestbereich können Abraumkammern von 2 m Höhe mit bis zu 500 kg Pilzabfall und bis 1100 belebte Pilzkammern gefunden werden. Dies läßt auf den enormen Verbrauch an Blattmaterial schließen. Das Laub wird über

Straßen von mehreren 100 m Länge beigeschleppt, über Nacht können ganze Plantagen abgeweidet sein. Auch hier ist die soziale Organisation wieder besonders geeignet, den Schaden zu erhöhen: Ist ein Gebiet abgeerntet, werden die Sammlerkolonnen zu einem anderen Ziel umdirigiert. Auch die Bekämpfung der Ameisen ist durch die soziale Reaktion erschwert. So hat man versucht, durch Besprühen der Vegetation mit Fungiziden indirekt die Pilzgärten abzutöten. Die Ameisen bemerken aber bald die Schäden an den Pilzkulturen, tragen dann Laub von anderen Stellen ein oder warten einige Tage, bis neues Laub nachgewachsen ist.

Lästig bis schädlich werden Ameisen auch in den Mittelbreiten, vor allem, wenn sie in Häuser eindringen. So nisten Roßameisen (Camponotus) gelegentlich in Holz von Bauwerken und zerstören dieses. Lasius-Arten kommen zuweilen in Küchen und Speisekammern, haben aber meist ihre Nester außerhalb des Hauses. Gefährlich ist der Befall mit der ursprünglich tropischen, inzwischen weltweit verbreiteten Pharaoameise Monomorium pharaonis. Entsprechend ihrer Herkunft lebt sie bei uns in dauernd warm-feuchten Räumlichkeiten, so in Bäckereien, Gaststätten, Wäschereien, Warmhäusern von Zoos, Krankenhäusern und in zentral beheizten Wohnanlagen. Ihre hygienisch bedenkliche Bedeutung liegt vor allem in der Verschleppung von Krankheitskeimen. Der Verfasser hat selbst beobachtet, wie die Tiere in einer Gasthausküche umherliefen und eine Etage tiefer ihren Wasserbedarf aus der Urinrinne deckten. Schlimmer ist noch der Befall von Krankenhäusern. In mitteleuropäischen Großstädten sollen fast 90 % aller Kliniken befallen sein. Nester finden sich in Stapeln „steriler“ Wäsche, in Infusionsschläuchen, Injektionsspritzen etc., Nahrung suchen die Ameisen an infiziertem Material wie Verbänden, gelegentlich treten sie an offenen Wunden, unter Gipsverbänden o. ä. auf und fres-

sen auch Neugeborene an (148). Die spezielle soziale Organisation dieser Ameisenart prädestiniert sie geradezu für das Bewohnen von Häusern und macht sie gegen Bekämpfungsmaßnahmen ziemlich resistent. Durch die geringe Größe der Arbeiterinnen sind diese in der Lage, durch engste Ritzen im Mauerwerk, durch elektrische Kabelrohre etc. zu laufen. Alle Völker eines Befallsherdes bilden eine Superkolonie, verhalten sich also nicht territorial gegeneinander. Die Einzelvölker sind außerordentlich mobil, rasch können sie zu neuen, geeigneteren Nistplätzen umsiedeln. Durch die hochgradige Polygynie sind Verluste von Königinnen kein Problem. Sie können zudem aus Larven jederzeit innerhalb von 3 Wochen nachgezogen werden. Die Begattung findet im Nest statt, auch so werden Verluste von Geschlechtstieren vermieden. Schließlich erhalten die Königinnen fast nur Drüsenfutter von den Arbeiterinnen, sind also gegen Fraßgifte praktisch abgeschirmt (21). Dennoch wird neuerdings ein Fraßköderverfahren empfohlen, das offenbar bei korrekter Anwendung sichere Bekämpfungserfolge ermöglicht (3).

Neben schädlichen oder lästigen Arten gibt es unter den sozialen Insekten auch zahlreiche Nützlinge.

Die Honigbiene ist hier sicher an erster Stelle zu nennen. Als Haustier wird sie in China und Ägypten bereits seit über 4000 Jahren genutzt, neben dem Seidenspinner stellt sie die einzige Insektenart dar, die der Mensch domestiziert hat. Die Domestikation hat allerdings keine weitreichenden Folgen für die Bienen gehabt, so wie etwa bei domestizierten Säugern oder beim Geflügel. Die Honigbiene kann jederzeit auch ohne menschliche Unterstützung in freier Wildbahn leben. Erst in jüngerer Zeit, nach Einrichtung von Reinzuchtstationen und der Erfindung der künstlichen Insemination, kann die Biene genetisch manipuliert und auf bestimmte, erwünschte Eigenschaften hin gezüchtet werden (118).

Von Bedeutung ist insbesondere die heute weltweit verbreitete Apis mellifera, daneben wird, besonders in Indien, noch A. cerana gehalten. A. mellifera ist allerdings in zahlreiche Rassen gegliedert, die zum Teil unterschiedliche Eignung aufweisen.

So ist die „Italienerbiene“ A. m. ligustica recht friedlich und wenig stechlustig, sie kann daher auch in dicht besiedelten Gebieten gut gehalten werden. A. m. caucasica ist zwar auch eine friedliche Rasse, die viel Honig liefert, aber sie hat die unangenehme Eigenschaft, die Wabenrähmchen mit viel Propolis, Kittharz, in der Beute festzukleben, so daß das Manipulieren schwierig wird. Durch Verkreuzung einer afrikanischen Rasse A. m. adansonii mit brasilianischen Bienen entstand das Problem der „Mörderbienen“ Südamerikas. Die Hybriden sind extrem schwarm- und stechlustig und verdrängen zunehmend die heimischen, friedlicheren Rassen (118).

Zur wirtschaftlichen Bedeutung der Imkerei seien einige aus den USA vorliegende Daten erwähnt, ebenfalls nach Michener (118). Dort werden 4,7 Millionen Bienenvölker gehalten, sie produzieren pro Jahr etwa 100 Mill. kg Honig, der zur Zeit dieser Schätzung (1971) 45 Mill. US-Dollar wert war. Die Welthonigproduktion wird auf jährlich 400 Mill. kg geschätzt. Sehr häufig sind in USA Wanderimker, die zum Teil mit Tausenden von Völkern auf Lastkraftwagen zwischen Texas und Kanada pendeln. Im Frühjahr folgen sie jeweils der Obstblüte in Richtung Norden. Auch in Deutschland kommt Wanderimkerei in begrenztem Umfang vor, so in der Lüneburger Heide oder im Schwarzwald, wo die Imker im Frühjahr die Obstanbaugebiete der Rheinebene aufsuchen und im Sommer in den Wald ziehen, um dort die Honigtau-Tracht zu nutzen.

Weit wichtiger als die Honigernte ist allerdings die Bestäu-

bungsleistung der Honigbienen. Ihr Wert wurde in den USA (1971) auf jährlich 7 Milliarden Dollar veranschlagt, wobei der Nutzen für die Wildflora nicht eingerechnet ist.

Hummeln liefern keinen nutzbaren Honig. Doch haben sie vor allem als Bestäuber von Blüten mit langen Kronröhren eine recht große Bedeutung. Während Apis eine Rüssellänge von 6 bis 7 mm aufweist, haben Hummeln, z. B. Bombus hortorum, bis zu 21 mm lange Rüssel. Bereits Darwin hat festgestellt, daß in 100 von Apis besuchten Rotklee-Blütenköpfchen kein einziger Same heranwuchs, in 100 von Hummeln beflogenen jedoch 2700 Samen. Der in Neuseeland eingeführte Rotklee gedieh erst, als man auch europäische Hummeln dort ansiedelte.

Man versucht daher neuerdings, auch Hummeln zu domestizieren und für Bestäubungszwecke einzusetzen. Problematisch ist dabei allerdings besonders die künstliche Überwinterung der Königinnen, die je nach Art zwischen 10 und 90 % erfolgreich verläuft. Zur Koloniegründung werden den Tieren mit z. B. dürrem Gras gefüllte Nistkästen angeboten. Zunächst müssen die Kästen in Flugkäfigen gehalten und die Tiere mit Honig und Pollen gefüttert werden. Später lassen sich die ganzen Völker ins Freie bringen. Im Spätsommer werden die Nester wieder in Flugräume verbracht, um die Jungköniginnen für die Überwinterung abzusammeln.

Nach den Apiden die wichtigsten sozialen Nutzinsekten, um deren Management man sich bemüht, sind Ameisen, besonders die Roten Waldameisen.

Auch über andere Ameisengruppen, vor allem aus den Tropen, liegen zum Teil sehr alte Berichte über Nutzungsversuche vor. So sind die räuberischen Heeresameisen bei den Eingeborenen Afrikas gelegentlich ganz gerne gesehen, wenn sie in die Häuser eindringen. Sie beseitigen restlos alles Unge-

ziefer, Nutzvieh und Menschen müssen sich für einige Stunden in Sicherheit bringen.

In China hat man bereits im vorigen Jahrhundert versucht, Schädlinge in Orangenkulturen durch Ameisen zu bekämpfen. Man hat die taschenförmigen Gespinstnester baumbewohnender Arten aus nahegelegenen Wäldern geholt, sie in die Orangenbäume gehängt und benachbarte Bäume durch Bambusstangen verbunden, so daß die Ameisen eines Nestes mehrere Bäume belaufen konnten. In neuerer Zeit gibt es eine Reihe ähnlicher Versuche, die allerdings mehr lokale Bedeutung haben.

In sehr großem Maßstab werden dagegen in Europa sowie auch in Kanada mit importierten europäischen Ameisen Versuche gemacht, Waldameisen zur biologischen Schädlingskontrolle im Forstschutz einzusetzen.

Ihre Wirkung beruht vor allem darauf, daß sie Schadinsekten als Nahrung erbeuten und damit regulierend in drohende Massenvermehrungen von Forstschädlingen wie Kiefernspanner, Kiefernspinner, Fichtenblattwespe, Nonne, Eichenwickler u. a. eingreifen können. Die Menge der erbeuteten Insekten ist beeindruckend (s. S. 111). Ein durchschnittliches Waldameisenvolk trägt jährlich ca. 6 Mill. Insekten mit einem Volumen von 28 l ein. Die optimale Siedlungsdichte für die besonders nützliche Kleine Waldameise (Formica polyctena) wird mit 4 Nestern pro ha angegeben, d. h., auf einer Fläche von nur 100 x 100 m sammeln diese Völker jährlich 24 Mill. Insekten ein.

Ein zusätzlicher positiver Effekt der Waldameisen besteht darin, daß sie an den Waldbäumen Blatt- und Rindenläuse kultivieren, die den Bäumen keinen Schaden zufügen, deren Honigtauproduktion aber nicht nur Ameisen, sondern auch den Honigbienen zugute kommt (160). „Schwarzwälder Tannenhonig“ entsteht so praktisch ausschließlich aus Ho-

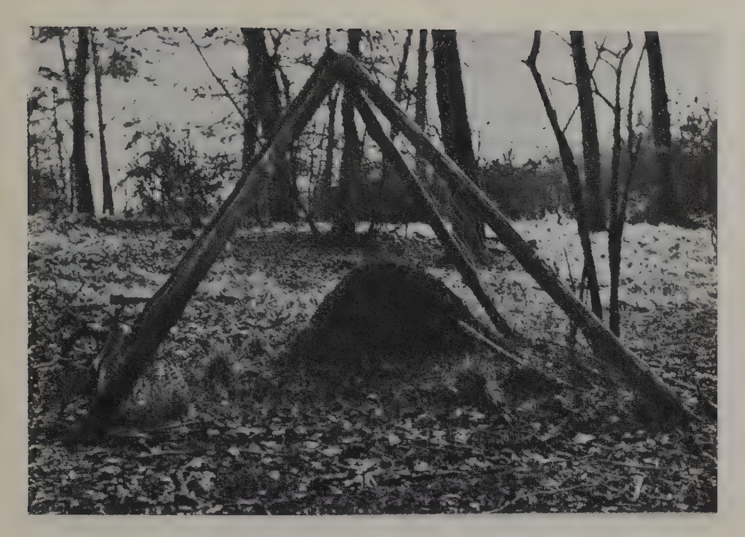


Abb. 60: Drahtschutzhaube über einem Nest der Kleinen Waldameise Formica polyctena.

nigtau. Wo Waldameisen alljährlich den Bestand an Baumläusen kontrollieren, ist regelmäßig mit hoher Waldhonigtracht zu rechnen. Imker siedeln neuerdings aus diesem Grund künstlich Waldameisen an geeigneten Orten an und erzielen damit Honigertragssteigerungen von mehr als 50%.

Besonders aufgrund der regulierenden Wirkung der Waldameisen auf Schadinsekten versuchte man schon im letzten Jahrhundert, und verstärkt seit den 30er Jahren, Waldameisen künstlich zu vermehren und im biologischen Forstschutz einzusetzen. Vor allem Gößwald in Würzburg hat sich darum sehr intensiv bemüht und seine Empfehlungen in zahlreichen Publikationen verbreitet (32, 49). Die Hege der Waldameisen umfaßt zum einen den Schutz vorhandener Nester gegen Wild- und Spechtschäden. Hierzu werden Drahtschutzhauben verschiedener Konstruktion über die Nester gestellt

(Abb. 60). Zum anderen lassen sich starke Völker der Kleinen Waldameise (Formica polyctena) künstlich vermehren. Entsprechend der natürlichen Zweignestbildung werden Teile eines Volkes mit Königinnen entnommen und an anderer, geeigneter Stelle ausgesetzt. Schließlich können Geschlechtstiere von den Nestern abgesammelt und in Glasbehältern zur Kopula gebracht werden. Weiselt man die jungen Königinnen vorsichtig in schwächeren Nestern an, kann deren Entwicklung erheblich gefördert werden. Da die Waldameisen jedoch unter Naturschutz stehen, sind alle derartigen Maßnahmen nur mit Genehmigung der Naturschutzbehörden zulässig. Sachgerechtes Vorgehen entsprechend den detaillierten Anleitungen von Gößwald (47, 48) ist dringend zu empfehlen, um Mißerfolge und damit weitere Verluste der ohnehin bestandsgefährdeten Waldameisen zu vermeiden.

# LITERATUR

(1) Asencot, M., and Y. Lensky. 1976. The effect of sugars and juvenile hormone on the differentiation of the female honey bee larvae (Apis mellifera L.) to queens. Life Sciences 18, 693–700.

(2) Bartz, H., and B. Hölldobler. 1982. Colony founding in Myrmecocystus mimicus Wheeler (Hymenoptera: Formicidae) and the evolution of foundress associations. Behav. Ecol. Sociobiol. 10, 137 bis 147.

(3) Benzing, L. 1981. Die Bekämpfung der Pharaoameise mit biotechnischen Verfahren. Der prakt. Schädlingsbekämpfer 33.

(4) Bier, K.-H. 1954. Über den Saisondimorphismus der Oogenese von Formica rufa rufo-pratensis minor Gößw. und dessen Bedeutung für die Kastendetermination. Biol. Zentralbl. 73, 170–190.

(5) Bier, K.-H. 1955. Über Phasen gesteigerter Protein- und Kohlenhydrateinlagerung und der Fettverteilung im Hymenopterenovar. Verh. Dt. Zool. Ges. 1954, Zool. Anz. Suppl. 18, 422–429.

(6) Bier, K.-H. 1958. Die Bedeutung der Jungarbeiterinnen für die Geschlechtstieraufzucht im Ameisenstaat. Biol. Zentralbl. 77, 257 bis 265.

(7) Brian, M. V. 1965. Social insect populations. London, New York, Academic Press.

(8) Brian, M. V. 1974. Kastendetermination bei Myrmica rubra L. In: Schmidt, G. H., Sozialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart, Wiss. Verlagsges.

(9) Brian, M. V., ed. 1978. Production ecology of ants and termites. Cambridge, London, New York, Melbourne, Cambridge University Press.

(10) Buschinger, A. 1968. Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung Leptothorax Mayr (Hymenoptera, Formicidae). Ins. soc. 15, 217–226.

(11) Buschinger, A. 1970. Neue Vorstellungen zur Evolution des Sozialparasitismus und der Dulosis bei Ameisen (Hym., Formicidae). Biol. Zentralbl. 89, 273–299.

(12) Buschinger, A. 1973. Ameisen der Tribus Leptothoracini (Hym., Formicidae) als Zwischenwirte von Cestoden. Zool. Anz. 191, 369–380.
(13) Buschinger, A. 1974. Monogynie und Polygynie in Insektensozietäten. In: G. H. Schmidt, ed., Sozialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart, Wiss. Verlagsges.
(14) Buschinger, A. 1974. Polymorphismus und Kastendetermination im Ameisentribus Leptothoracini. In: G. H. Schmidt, Sozialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart, Wiss. Verlagsges.
(15) Buschinger, A. 1975. Sexual pheromones in ants. Proc. Symposium IUSSI Dijon 1975, 225–233.
(16) Buschinger, A. 1976. Eine Methode zur Zucht der Gastameise Formicoxenus nitidulus (Nyl.) mit Leptothorax acervorum (Fabr.) als „Wirtsameise“ (Hym., Form.). Ins. soc. 23, 205–214.
(17) Buschinger, A. 1978. Genetisch bedingte Entstehung geflügelter Weibchen bei der sklavenhaltenden Ameise Harpagoxenus sublaevis (Nyl.) (Hym., Form.). Ins. soc. 25, 163–172.
(18) Buschinger, A. 1979. Functional monogyny in the American guest ant Formicoxenus hirticornis (Emery) (= Leptothorax hirticornis), (Hym., Form.). Ins. soc. 26, 61–68.
(19) Buschinger, A., W. Ehrhardt, and U. Winter. 1980. The organization of slave raids in dulotic ants – a comparative study (Hymenoptera; Formicidae). Z. Tierpsychol. 53, 245–264.
(20) Buschinger, A., A. Francoeur, and K. Fischer. 1980. Functional monogyny, sexual behavior, and karyotype of the guest ant, Leptothorax provancheri Emery (Hymenoptera, Formicidae). Psyche 87, 1–12.
(21) Buschinger, A., und W. Kloft. 1973. Zur Funktion der Königin im sozialen Nahrungshaushalt der Pharaoameise Monomorium pharaonis (L.) (Hym., Formicidae). Forsch. ber. des Landes NRW, Nr. 2306.
(22) Buschinger, A., and U. Maschwitz (im Druck). Defensive behavior and defensive mechanisms in ants. In: H. R. Hermann ed., Defensive mechanisms in the social insecta. Praeger Press.
(23) Buschinger, A., und M. Petersen. 1971. Die Dauerzucht der Pharaoameise Monomorium pharaonis (L.) im Labor. Anz. f. Schädl. kunde u. Pflanzensch. 44, 103–106.
(24) Buschinger, A., und U. Winter. 1976. Funktionelle Monogynie bei der Gastameise Formicoxenus nitidulus (Nyl.) (Hym., Form.). Ins. soc. 23, 549–558.
(25) Buschinger, A., und U. Winter. 1977. Rekrutierung von Nestgenos-

sen mittels Tandemlaufen bei Sklavenraubzügen der dulotischen Ameise Harpagoxenus sublaevis (Nyl.). Ins. soc. 24, 183–190.
(26) Buschinger, A., und U. Winter. 1978. Echte Arbeiterinnen, fertile Arbeiterinnen und sterile Wirtsweibchen in Völkern der dulotischen Ameise Harpagoxenus sublaevis (Nyl.) (Hym., Form.). Ins. soc. 25, 63–78.
(27) Buschinger, A., and U. Winter. 1983. Population studies of the dulotic ant, Epimyrma ravouxi, and the degenerate slavemaker, E. kraussei (Hymenoptera: Formicidae). Ent. Gen. 8, 251–266.
(28) Buschinger, A., und U. Winter. 1983. Myrmicinosporidium durum Hölldobler 1933, Parasit bei Ameisen (Hym., Formicidae), in Frankreich, der Schweiz und Jugoslawien wieder aufgefunden. Zool. Anz. 210, 393–398.
(29) Cammaerts-Tricot, M.-C. 1973. Phéromones agrégeant les ouvrières de Myrmica rubra. J. Insect Physiol. 19, 1299–1315.
(30) Cassier, P. 1974. Der Phasenpolymorphismus der Wanderheuschrekken. In: G. H. Schmidt, Sozialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart, Wiss. Verlagsges.
(31) Cherix, D. 1980. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le regime alimentaire d'une super-colonie de Formica lugubris Zett. Ins. soc. 27, 226–236.
(32) Cotti, G. 1963. Bibliografia ragionata 1930–1961 del gruppo Formica rufa in Italiano, Deutsch, English. Collana Verde 8.
(33) Crozier, R. H. 1982. On insects and insects: Twists and turns in our understanding of the evolution of eusociality. In: M. D. Breed, C. D. Michener, and H. E. Evans, eds., The Biology of Social Insects, 4–9.
(34) Darchen, R., and B. Delage-Darchen. 1975. Contribution à l'étude d'une abeille du Mexique Melipona beecheii B. (Hyménoptère: Apidé). Apidologie 6, 295–339.
(35) Dawkins, R. 1978. Das egoistische Gen. Berlin, Heidelberg, New York, Springer.
(36) Dumpert, K. 1978. Das Sozialleben der Ameisen. Berlin und Hamburg, Paul Parey.
(37) Engels, W. 1980. Physiology of development and reproduction and its caste specific control in queen bees. XVI Int. Congr. Entomol., Abstracts, 428.
(38) Evans, H. E., and M. J. West Eberhard. 1970. The wasps. Ann Arbor, The University of Michigan Press.

(39) Faber, W. 1967. Beiträge zur Kenntnis sozialparasitischer Ameisen. I. Lasius (Austrolasius n. sg.) reginae n. sp., eine neue temporär sozialparasitische Erdameise aus Österreich (Hym., Formicidae). Pflanzenschutz-Berichte 36, 73–108.
(40) Faber, W. 1969. Beiträge zur Kenntnis sozialparasitischer Ameisen. 2. Aporomyrmex ampeloni nov. gen., nov. spec. (Hym. Formicidae), ein neuer permanenter Sozialparasit bei Plagiolepis vindobonensis Lomnicki aus Österreich. Pflanzenschutz-Berichte 34, 39–100.
(41) Frenz, G. 1977. Untersuchungen zur Kastendetermination bei Ameisen der Tribus Leptothoracini. Inaugural-Dissertation, Darmstadt.
(42) Frisch, K. v. 1965. Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Berlin, Springer-Verlag.
(43) Frisch, K. v. 1974. Tiere als Baumeister, Frankfurt, Berlin, Wien, Ullstein.
(44) Gößwald, K. 1933. Weitere Untersuchungen über die Biologie von Epimyrma gößwaldi Men. und Bemerkungen über andere parasitische Ameisen. Z. wiss. Zool. 144, 262–288.
(45) Gößwald, K. 1938. Grundsätzliches über parasitische Ameisen unter besonderer Berücksichtigung der abhängigen Koloniegründung von Lasius umbratus mixtus Nyl. Z. wiss. Zool. 151, 101–148.
(46) Gößwald, K. 1955. Unsere Ameisen II. Stuttgart, Kosmos.
(47) Gößwald, K. 1971. Über den Schutz von Nestern der Waldameisen. Merkblätter zur Waldhygiene, Waldameisenhege, Nr. 3. Verl. Arb. gem. z. Förderung der Waldhygiene durch Vermehrung der Roten Waldameise, Würzburg.
(48) Gößwald, K. 1971. Waldameisenvermehrung durch Bildung von Ablegern. Merkblätter zur Waldhygiene, Waldameisenhege, Nr. 4, Verl. Arb. gem. z. Förderung der Waldhygiene durch Vermehrung der Roten Waldameise, Würzburg.
(49) Gößwald, K. 1979. Biotechnik der Waldameisenhege; Nestschutz, Bildung von Ablegern, Massenzucht und Anweiselung von Königinnen. OILB/SROP, Bulletin SROP, 1979, II–3, 95–97.
(50) Hadorn, E., und R. Wehner, 1974. Allgemeine Zoologie. 19. Aufl., Stuttgart, G. Thieme.
(51) Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behavior. I. J. Theoret. Biol. 7, 1–16.
(52) Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behavior. II. J. Theoret. Biol. 7, 17–52.
(53) Hangartner, W. 1967. Spezifität und Inaktivierung des Spurphero-

mons von Lasius fuliginosus Latr. und Orientierung der Arbeiterinnen im Duftfeld. Z. vergl. Physiol. 57, 103–136.
(54) Hangartner, W. 1969. Structure and variability of the individual odor trail in Solenopsis geminata. Z. vergl. Physiol. 62, 111–120.
(55) Hangartner, W., und S. Bernstein. 1964. Über die Geruchsspur von Lasius fuliginosus zwischen Nest und Futterquelle. Experientia 20, 392–393.
(56) Haskins, C. P., and R. M. Whelden. 1965. "Queenlessness", worker sibship, and colony versus population structure in the Formicid genus Rhytidoponera. Psyche 72, 87–112.
(57) Hermann, H. R. 1979. Social insects, Vol. I. New York, San Francisco, London, Academic Press.
(58) Hermann, H. R. 1981. Social insects, Vol. II. New York, San Francisco, Academic Press.
(59) Higashi, S., and K. Yamauchi. 1979. Influence of a super-colonial ant Formica (Formica) yessensis Forel on the distribution of other ants in Ishikari Coast. Jap. J. Ecol. 29, 257–264.
(60) Hölldobler, B. 1962. Zur Frage der Oligogynie bei Camponotus ligniperda Latr. und Camponotus herculeanus L. (Hym. Formicidae). Z. angew. Entomol. 49, 337–352.
(61) Hölldobler, B. 1968. Der Glanzkäfer als „Wegelagerer" an Ameisenstraßen. Naturwissenschaften 55, 397.
(62) Hölldobler, B. 1971. Recruitment behavior in Camponotus socius (Hym. Formicidae). Z. vergl. Physiol. 75, 123–142.
(63) Hölldobler, B. 1971. Communication between ants and their guests. Scientific American, März 1971, 86–93.
(64) Hölldobler, B. 1973. Chemische Strategie beim Nahrungserwerb der Diebsameise (Solenopsis fugax Latr.) und der Pharaoameise (Monomorium pharaonis L.). Oecologia 11, 371–380.
(65) Hölldobler, B. 1973. Zur Ethologie der chemischen Verständigung bei Ameisen. Nova Acta Leopoldina No. 208, Bd. 37/2, 259–292.
(66) Hölldobler, B. 1976. Tournaments and slavery in a desert ant. Science 192, 912–914.
(67) Hölldobler, B., and C. P. Haskins. 1977. Sexual calling behavior in primitive ants. Science 195, 793–794.
(68) Hölldobler, B., M. Möglich und U. Maschwitz. 1973. Bothroponera tesserinoda (Formicidae) Tandemlauf beim Nestumzug. Encyclopaedia Cinematographica, 14 p.
(69) Hölldobler, B., M. Möglich, and U. Maschwitz. 1974. Communica-

tion by tandem running in the ant Camponotus sericeus. J. comp. Physiol. 90, 105–127.
(70) Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1977. The number of queens: An important trait in ant evolution. Naturwissenschaften 64, 8–15.
(71) Hohorst, W., und G. Graefe. 1961. Ameisen obligatorische Zwischenwirte des Lanzettegels (Dicrocoelium dendriticum). Naturwissenschaften 48, 229–230.
(72) Horstmann, K. 1974. Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameisen (Formica polyctena Foerster) im Eichenwald. III. Jahresbilanz. Oecologia 15, 187–204.
(73) Howse, P. E. 1970. Termites: A study in social behavior. London, Hutchinson University Library.
(74) Hunt, J. H. 1977. Digestive protease presence and abundance in adult social vespidae. Proc. 8th Int. Congr. IUSSI, 75–76.
(75) Ikan, R., E. D. Bergmann, J. Ishay, and S. Gitter. 1968. Proteolytic enzyme activity in the various colony members of the Oriental Hornet, Vespa orientalis F. Life Sci. 7, 929–934.
(76) Jacobs, W., und M. Renner. 1974. Taschenlexikon zur Biologie der Insekten. Stuttgart, G. Fischer.
(77) Jaisson, P. 1975. L'imprégnation dans l'ontogenese des comportements de soins aux cocons chez la jeune Fourmi Rousse (Formica polyctena Foerst.). Behaviour 52, 1–37.
(78) Janet, C. 1907. Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la Fourmi (Lasius niger). Limoges, Ducourtieux et Gout.
(79) Janzen, D. H. 1972. Protection of Barteria (Passifloraceae) by Pachysima ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. Ecology 53, 885–892.
(80) Janzen, D. H. 1973. Evolution of polygynous obligate Acacia-ants in Western Mexico. Evolution 54, 727–750.
(81) Jessen, K., U. Maschwitz und M. Hahn. 1979. Neue Abdominaldrüsen bei Ameisen. Zoomorphologie 94, 49–66.
(82) Kaestner, A. 1972/1973. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I, Wirbellose, 3. Teil, Insecta: A. Allgemeiner Teil und B.: Spezieller Teil. Stuttgart, G. Fischer.
(83) Kemper, H., und E. Döhring. 1967. Die sozialen Faltenwespen Mitteleuropas. Berlin, Paul Parey.
(84) Kerr, W. E. 1950. Genetic determination of castes in the genus Melipona. Genetics 35, 143–152.

(85) Kerr, W. E. 1969. Some aspects of the evolution of social bees. Evolut. Biol. 3, 119–175.
(86) Kerr, W. E., Y. Akahira, and C. A. de Camargo. 1975. Sex determination in bees IV. Genetic control of juvenile hormone production in Melipona quadrifasciata (Apidae). Genetics 54, 859–865.
(87) Kistner, D. H. 1982. The social insects' bestiary. In: H. R. Hermann, ed., Social Insects vol. III, Academic Press, New York, London, 1–224.
(88) Kloft, W. 1949. Über den Einfluß von Mermisparasitismus auf den Stoffwechsel und die Organbildung bei Ameisen. Z. f. Parasitenkunde 14, 390–422.
(89) Kloft, W. J., A. S. Djalal und W. Drescher. 1976. Untersuchung der unterschiedlichen Futterverteilung in Arbeiterinnengruppen verschiedener Rassen von Apis mellifica L. mit Hilfe von $^{32}P$ als Tracer. Apidologie 7, 49–60.
(90) Kloft, W., A. Maurizio und W. Kaeser. 1965. Das Waldhonigbuch. München, Ehrenwirth.
(91) Kneitz, G. 1970. Saisonale Veränderungen des Nestwärmehaushaltes bei Waldameisen in Abhängigkeit von der Konstitution und dem Verhalten der Arbeiterinnen als Beispiel vorteilhafter Anpassung eines Insektenstaates an das Jahreszeitenklima. Verh. Dt. Zool. Ges. 64, 318–322.
(92) Köck, H. 1978. Beziehungen zwischen Termiten und symbiontischen Mikroben. Naturwiss. Rundschau 31, 404–406.
(93) Krishna, K., and F. M. Weesner, eds. 1969, 1970. Biology of Termites, Vol. I + II. New York, Academic Press.
(94) Kullmann, E. 1968. Wie füttert die Haubennetzspinne Theridion notatum ihre Jungen? Umschau in Wiss. u. Techn. 23, 720–721.
(95) Kullmann, E. 1968. Soziale Phänomene bei Spinnen. Ins. soc. 15, 289–298.
(96) Kutter, H. 1969. Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. Neujahrsbl. Naturf. Ges. Zürich.
(97) Kutter, H., und R. Stumper. 1969. Hermann Appel, ein leidgeadelter Entomologe (1892–1966). Proc. 6. Congr. IUSSI, Bern, 275–279.
(98) Lange, R. 1967. Die Nahrungsverteilung unter den Arbeiterinnen des Waldameisenstaates. Z. Tierpsychol. 24, 513–545.
(99) Lehmann, J. 1976. Neue Erkenntnisse über die Nahrungspilze von Attini (Myrmicinae, Hymenoptera) und Macrotermitinae (Isoptera). Waldhygine 5, 133–152.

(100) Lin, N., and C. D. Michener. 1972. Evolution of sociality in insects. Q. Rev. Biol. 47, 131–159.
(101) Lubbock, J. 1882. Ants, bees, and wasps. London, Kegan Paul, Trench & Co.
(102) Lüscher, M. 1961. Air-conditioned termite nests. Scientific American 205, 138–145.
(103) Lüscher, M. 1974. Kasten und Kastendifferenzierung bei niederen Termiten. In: G. H. Schmidt, Sozialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart, Wiss. Verlagsges.
(104) Mabelis, A. A. 1979. Wood ant wars. Netherlands J. Zool. 29, 451–620.
(105) Mac Arthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press.
(106) Maidl, F. 1934. Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten. Wien, F. Wagner.
(107) Markl, H. 1967. Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen. I. Die biologische Bedeutung der Stridulation. Z. vergl. Physiol. 57, 299–330.
(108) Markl, H., und S. Fuchs. 1972. Klopfsignale mit Alarmfunktion bei Roßameisen (Camponotus, Formicidae, Hymenoptera). Z. vergl. Physiol. 76, 204–225.
(109) Markl, H., and B. Hölldobler. 1978. Recruitment and food-retrieving behavior in Novomessor (Formicidae, Hymenoptera) II. Vibration Signals. Behav. Ecol. Sociobiol. 4, 183–216.
(110) Maschwitz, U. 1964. Gefahrenalarmstoffe und Gefahrenalarmierung bei sozialen Hymenopteren. Z. vergl. Physiol. 47, 596–655.
(111) Maschwitz, U. 1966. Das Speichelsekret der Wespenlarven und seine biologische Bedeutung. Z. vergl. Physiol. 53, 228–252.
(112) Maschwitz, U., und B. Hölldobler. 1970. Der Kartonnestbau bei Lasius fuliginosus Latr. (Hym. Formicidae). Z. vergl. Physiol. 66, 176–189.
(113) Maschwitz, U. W. J., and W. Kloft. 1971. Morphology and function of the venom apparatus of insects – bees, wasps, ants, and caterpillars. In: Venomous animals and their venoms, vol. 3, 1–60. New York and London, Academic Press.
(114) Maschwitz, U., K. Koob und H. Schildknecht. 1970. Ein Beitrag zur Funktion der Metathoracaldrüse der Ameisen. J. Ins. Physiol. 16, 387–404.
(115) Maschwitz, U., und E. Maschwitz. 1974. Platzende Arbeiterinnen:

Eine neue Art der Feindabwehr bei sozialen Hautflüglern. Oecologia 14, 289–294.
(116) Maschwitz, U., und M. Mühlenberg. 1973. Leptogenys ocellifera (Formicidae) Verhalten auf Dauerspuren, Alarmierung und Beuteeintragen. Encyclopaedia Cinematographica. 10 p.
(117) Maschwitz, U., and P. Schönegge. 1977. Recruitment gland of Leptogenys chinensis. Naturwissenschaften 64, 589.
(118) Michener, C. D. 1974. The social behavior of the bees: A comparative study. Cambridge, Mass., Belknap Press of Harvard University Press.
(119) Michener, C. D., and D. J. Brothers. 1974. Were workers of eusocial Hymenoptea initially altruistic or oppressed? Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 71, 671–674.
(120) Möglich, M., U. Maschwitz, and B. Hölldobler. 1974. Tandem calling: A new kind of signal in ant communication. Science 186, 1046–1047.
(121) Mura, B. 1973. Der Nahrungshaushalt in neu gegründeten Sozietäten von Lasius niger (L.) (Formicidae, Hymenoptera). Dipl.-Arbeit, Bonn.
(122) Noirot, C. 1980. Differentiation, maturation and fecundity of reproductives in Termites. A review. XVI Int. Congr. Entomol., Abstracts, Kyoto 1980, 427.
(123) Noirot, C. (im Druck). Sexual castes and reproductive strategies in Termites. Symp. developmental physiology of social insect reproduction, XVI Int. Congr. Entomol., Kyoto, 1980.
(124) Passera, L. 1974. Kastendetermination bei der Ameise Plagiolepis pygmaea Latr. In: G. H. Schmidt, Sozialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart, Wiss. Verlagsges.
(125) Passera, L., et J. P. Suzzoni. 1979. Le rôle de la reine de Pheidole pallidula (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae) dans la sexualisation du couvain après traitement par l'hormone juvénile. Ins. soc. 26, 343–353.
(126) Paulsen, R. 1969. Zur Funktion der Propharynx-, Postpharynx- und Labialdrüsen von Formica polyctena Foerst. (Hymenoptera, Formicidae). Dissertation, Würzburg.
(127) Peru, L. 1982. Fourmis du genre Leptothorax et cestodes cyclophyllides. Dissertation, Paris, 101 p.
(128) Petersen-Braun, M. 1975. Untersuchungen zur sozialen Organisation der Pharaoameise Monomorium pharaonis (L.) (Hymenoptera, Formicidae). I. Der Brutcyclus und seine Steuerung durch populationseigene Faktoren. Ins. soc. 22, 269–292.

(129) Pianka, E. R. 1978. On r- and K-selection. In: T. H. Clutton-Brock and P. H. Harrey, eds., Readings in Sociobiology, W. H. Freeman and Co., Reading and San Francisco.
(130) Regnier, F. E., and E. O. Wilson. 1971. Chemical communication and "propaganda" in slave-maker ants. Science 1972, 267–269.
(131) Rembold, H. 1974. Die Kastenbildung bei der Honigbiene, Apis mellifica L., aus biochemischer Sicht. In: G. H. Schmidt, Sozialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart, Wiss. Verlagsges.
(132) Ritter, F. J., and C. J. Persoons. 1977. Trail pheromones and related compounds in termites and ants. Proc. 8th Int. Congr. IUSSI, Wageningen, 34–38.
(133) Robeau, R. M., and S. B. Vinson. 1976. Effects of juvenile hormone analogues on caste determination in the Imported Fire Ant, Solenopsis invicta. J. Georgia Entomol. Soc. 11, 198–203.
(134) Röseler, P.-F. 1970. Unterschiede in der Kastendetermination zwischen den Hummelarten Bombus hypnorum und Bombus terrestris. Z. Naturforsch. 25b, 543–548.
(135) Röseler, P.-F. 1976. Juvenile hormone and queen rearing in bumble bees. In: M. Lüscher, ed., Phase and caste determination in insects. Endocrine aspects. Oxford, Pergamon Press.
(136) Ruttner, F., und H. Ruttner. 1965. Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. Z. Bienenforschung 8, 1–8.
(137) Sakagami, S. F. 1974. Sozialstruktur und Polymorphismus bei Furchen- und Schmalbienen (Halictinae). In: G. H. Schmidt, Sozialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart, Wiss. Verlagsges.
(138) Schildknecht, H., und K. Koob. 1971. Myrmicacin, das erste Insekten-Herbizid. Angew. Chemie 83, 110.
(139) Schmidt, G. H. 1974. Sozialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart, Wiss. Verlagsges.
(140) Schneider, P. 1972. Akustische Signale bei Hummeln. Die Naturwissenschaften 59, 168–169.
(141) Schneirla, T. C. 1971. Army ants. A study in social organisation (H. R. Topoff, ed.). San Francisco, W. H. Freeman and Comp.
(142) Springhetti, A. 1970. Influence of the king and queen on the differentiation of soldiers in Kalotermes flavicollis (Fab.). Monitore Zool. Ital. (N. S.) 4, 99–105.
(143) Stradling, D. J. 1978. In: M. V. Brian, ed., Production ecology of ants and termites. Cambridge, University Press.

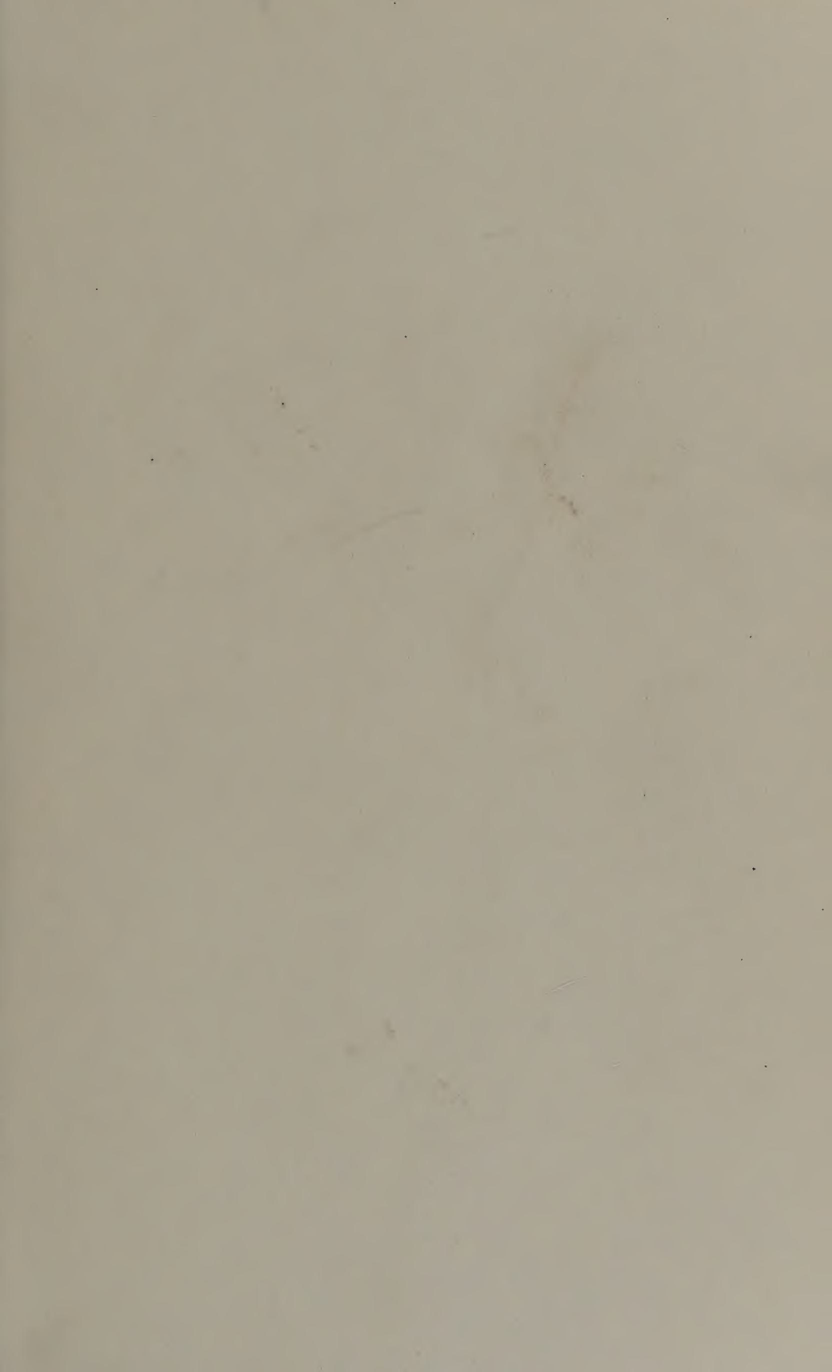
(144) Strambi, A. (im Druck). Physiology and reproduction in social wasps. Symp. developmental physiology of social insect reproduction, XVI Int. Congr. Entomol., Kyoto 1980.
(145) Stuart, A. M. 1975. Some aspects of pheromone involvement in the post-flight behaviour of the termites Zootermopsis angusticollis (Hagen) and Reticulitermes flavipes (Kollar). Proc. Symp. IUSSI, Dijon, 219–223.
(146) Sudd, J. H. 1967. An Introduction to the behaviour of ants. London, E. Arnold.
(147) Sy, M. 1974. Giftköder gegen Pharaoameisen. Gesundheitswesen und Desinfektion 66, 53–55.
(148) Sy, M. 1974. Die Pharaoameisen – eine gefährliche Ungezieferart im Lebensmittelbetrieb. Schriftenreihe der Schweiz. Ges. f. Lebensmittelhygiene (SGLH), 47–53.
(149) Torossian, C. 1959. Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la fourmi Dolichoderus quadripunctatus (Hyménoptère-Formicidae). Ins. soc. 6, 369–374.
(150) Trivers, R. L., and H. Hare. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. Science 191, 249–263.
(151) Tschinkel, W. R., and D. F. Howard. 1978. Queen replacement in orphaned colonies of the Fire Ant, Solenopsis invicta. Behav. Ecol. Sociobiol. 3, 297–310.
(152) Tumlinson, J. H., and R. M. Silverstein. 1971. Identification of the trail pheromone of a Leafcutter Ant, Atta texana. Nature, 234, 348–349.
(153) Velthuis, H. H. W. 1976. Environmental, genetic and endocrine influence in stingless bee caste determination. In: M. Lüscher, ed., Phase and Caste Determination in Insects. Oxford & New York, Pergamon Press.
(154) Verhaeghe, J. C. 1977. Group recruitment in Tetramorium caespitum. Proc. 8th Int. Congr. IUSSI, Wageningen, 67–68.
(155) Vinson, S. B., S. A. Phillipps jr., and H. J. Williams. 1980. The function of the post-pharyngeal glands of the Red Imported Fire Ant, Solenopsis invicta Buren. J. Insect Physiol. 26, 645–650.
(156) Waloff, N. 1957. The effect of the number of queens of the ant Lasius flavus (Fab.) (Hym. Formicidae) on their survival and on the rate of development of the first brood. Ins. soc. 4, 391–408.
(157) Wanyonyi, K. 1974. The influence of the juvenile hormon analogue ZR 512 (Zoecon) on caste development in Zootermopsis nevadensis (Hagen) (Isoptera). Ins. soc. 21, 35–44.

(158) Weber, H., und H. Weidner. 1974. Grundriß der Insektenkunde. 5. Aufl., Stuttgart, G. Fischer.
(159) Weidner, H. 1952. Die Bodentermite Reticulitermes, ein ernste Gefahr für die Gebäude in Hamburg. Verh. Dt. Ges. f. angew. Entomol. e. V., 12. Mitgliedervers., 55–61.
(160) Wellenstein, G. 1977. Die Grundlagen der Waldtracht und Möglichkeiten ihrer bienenwirtschaftlichen Nutzung. Z. angew. Zool. 64, 292–309.
(161) West Eberhard, M. J. 1967. Foundress associations in Polistine Wasps: Dominance hierarchies and the evolution of social behavior. Science 157, 1584–1585.
(162) West Eberhard, M. J. 1977. The establishment of reproductive dominance in social wasp colonies. Proc. 8th Int. Congr. IUSSI, 223–227.
(163) Wheeler, W. M. 1910. Ants, their structure, development, and behavior. New York, Columbia Univ. Press.
(164) Wheeler, W. M. 1928. The social insects: Their origin and evolution. London, Kegan Paul, Trench, Trubner & Co.
(165) Wheeler, W. M. 1936. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. 71, 159–243.
(166) Wickler, W., und U. Seibt. 1977. Das Prinzip Eigennutz. Hamburg, Hoffmann u. Campe.
(167) Williams, C. B. 1964. Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative biology. London, Academic Press.
(168) Wilson, E. O. 1971. The insect societies. Cambridge, Mass., Belknap Press of Harvard University Press.
(169) Wilson, E. O. 1975. Sociobiology. Cambridge, Mass., Belknap Press of Harvard University Press.
(170) Wilson, E. O. 1976. Behavioral discretization and the number of castes in ant species. Beh. Ecol. Sociobiol. 1, 141–154.
(171) Wilson, E. O. , F. M. Carpenter, and W. L. R. Brown jr. 1967. The first Mesozoic ants. Science 157, 1038–1040.
(172) Wilson, E. O., and R. W. Taylor. 1964. A fossil ant colony: New evidence of social antiquity. Psyche 71, 93–103.
(173) Winter, U. 1979. Epimyrma goesswaldi Menozzi, eine sklavenhaltende Ameise. Naturwissenschaften 66, 581.
(174) Winter, U. 1981. Untersuchungen zum genetisch bedingten Königin-Polymorphismus bei der sklavenhaltenden Ameise Harpagoxenus sublaevis (Nyl.) (Hym.; Formicidae). Inaugural-Dissertation, Darmstadt.

(175) Wirtz, P., and J. Beetsma. 1972. Induction of caste differentiation in the honey bee (Apis mellifera L.) by juvenile hormone. Ent. exp. et appl. 15, 517–520.

(176) Zebitz, C. 1979. Anbieten zu passivem Trageverhalten während des Nestumzugs von Leptothorax acervorum (Fabr.) (Hym., Form.). Ins. soc. 26, 1–4.

# REGISTER



*Zu diesem Buch:*

Staatenbildende Insekten haben schon immer das Interesse der Menschen erregt, als Schädlinge, als Nützlinge, aber auch einfach aufgrund ihrer sozialen Organisation, in der man vielfach Parallelen zu unserem eigenen Sozialverhalten sehen wollte. Die moderne Forschung hat in den letzten Jahrzehnten dank technischer Fortschritte, z. B. in der chemischen Analyse kleinster Substanzmengen, in der Sinnes- und Neurophysiologie, der Elektronenmikroskopie u. a., aber auch mit neuartigen gedanklichen Ansätzen wie der Theorie der Verwandtschaftsselektion, eine Fülle unerwarteter und fesselnder Einblicke in das Leben dieser Tiere eröffnet. Dieses Buch, das auf einer Vorlesung des Autors basiert, will einen Überblick über alte und neue Erkenntnisse bringen und dem interessierten Leser Einstiegshilfe in die fast uferlos gewordene Literatur über Soziale Insekten sein.

*Zur Person des Autors:*

Alfred Buschinger

geb. 1940, Studium der Biologie, Chemie, Geographie an der Universität Würzburg, 1967 Prom. zum Dr. rer. nat. in Würzburg mit einer Arbeit über Polygynie und Monogynie bei Ameisen, von 1967 bis 1973 Wiss. Assistent am Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn, 1973 Berufung auf eine Professur am Fachbereich Biologie der Technischen Hochschule Darmstadt. Mehrere Forschungs- und Kongreßreisen nach USA, Kanada, Japan, Polen, Ungarn, Jugoslawien, Italien, Spanien, Frankreich u. a., Mitglied der Int. Union zum Studium der Sozialen Insekten, Cambridge Entomological Club, IUCN; Publikationen zur sozialen Organisation bei Insekten, speziell sozialparasitischen Ameisen, Faunistik und Biosystematik.

ISSN 0174-0695
ISBN 3-534-09064-0